Die

Entstehung der Geschlechtsdrüsen

von

Phyllodromia (Blatta) germanica L.

(Aus dem zoolog. Institut zu Berlin.)

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT

UND

NEBST DEN BEIGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH ZU VERTHEIDIGEN

am 20. Juni 1891

von

Richard Heymons

aus Berlin.

OPPONENTEN:

Hr. Cand. phil. Benno Wandolleck.
- Cand. phil. Herm. Stadelmann.
- Cand. phil. W. F. Purcell.

BERLIN.

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).

Linienstrasse 158.

Seinem Vater

in Dankbarkeit und Liebe

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535703_0099

Einleitung.

Ueber die Insektenembryologie ist in den letzten Jahrzehnten eine Reihe werthvoller und gründlicher Arbeiten erschienen, durch welche wir schon wichtige Aufschlüsse in Bezug auf die Keimblätterbildung und auf die Anlage der einzelnen Organe erlangt haben.

Die Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane ist dagegen bei den Insekten bisher nur sehr wenig aufgeklärt worden, ja es liegen sogar noch die verschiedenartigsten und sich widersprechendsten Angaben auf diesem Gebiete vor.

Aus diesem Grunde konnte es wohl als eine wünschenswerthe und nothwendige Aufgabe erscheinen, von Neuem die erste Entstehung und weitere Ausbildung der Sexualdrüsen bei einem Insekte in möglichst genauer Weise festzustellen.

Als Untersuchungsobjekt wurde hierfür Phyllodromia germanica L. gewählt, einmal weil wegen der ungünstigen Jahreszeit — es wurde die Untersuchung während des Winters begonnen — anderes Material nicht gut zu beschaffen war, besonders aber aus dem Grunde, weil die Blattiden, als zu den einfachsten Insektenformen gehörig, die ursprünglichsten Verhältnisse in Bau und Entwicklung zeigen müssen.

Von den Forschern, welche bisher ihr Interesse der Entwicklungsgeschichte von Phyllodromia germanica zuwandten, haben einzelne, wie Rathke (54), Patten (53) u. a. über die Entstehung des Genitalsystems keine

Angaben gemacht, während die übrigen dies nur in unzureichender Weise gethan haben. Dieser Umstand lässt sich wohl durch die mannigfachen Schwierigkeiten erklären, welche gerade das Studium der Sexualorgane bei Phyllodromia mit sich bringt. Eine Darstellung der Entwicklungsgeschichte des gesammten Genitalsystems hat Joseph Nusbaum für die nahe verwandte Periplaneta orientalis gegeben, sie findet sich in: The structure and life history of the cockroach (Periplaneta orientalis) by Miall and Denny. Leider ist diese Darstellung so kurz und so allgemein gehalten, dass sie für die hier verfolgten Zwecke nicht weiter in Betracht kommen kann. Wheeler (71) veröffentlichte 1889 eine Arbeit über die Embryologie von Blatta germanica und Doryphora decemlineata, in welcher die Sexualorgane aber auch nur eine äusserst geringe Berücksichtigung gefunden haben. Eine Reihe von Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von Phyllodromia brachte Cholodkovsky zur Kenntniss und in einer neueren Mittheilung (18) macht er auch eine Angabe über die Entstehung der Geschlechtszellen dieses Insekts. Der Vollständigkeit halber will ich noch eine Arbeit von Nusbaum (50) erwähnen, welche die Entstehung der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen behandelt und in welcher derselbe nach einer ausführlichen Schilderung der Verhältnisse bei den Pediculinen auch einige Notizen über die Entwicklung dieser Theile beim Männchen von Periplaneta orientalis macht. Endlich habe ich selbst schon einige kurze Angaben über die Entstehung der Genitalzellen, sowie über die weibliche Keimdrüse in einer vorläufigen Mittheilung über Hermaphroditismus beim Männchen von Phyllodromia germanica veröffentlicht (35).

Das hauptsächlichste Ziel, welches bei der hier vorliegenden Arbeit angestrebt war, bestand vor Allem darin, das erste Auftreten der Geschlechtszellen festzu-

stellen und sodann eine möglichst genaue Schilderung des weiteren Entwicklungsverlaufes zu geben.

Ich habe ferner daran eine Zusammenstellung der Mittheilungen angeschlossen, welche schon früher über die Bildung der Geschlechtsdrüsen bei anderen Insekten veröffentlicht waren und darauf den Versuch gemacht, diese früheren in mannigfacher Beziehung von einander abweichenden Angaben auf Grund meiner eigenen Beobachtungen untereinander in Beziehung zu setzen.

Hervorheben will ich noch, dass bei den von mir geschilderten Embryonalstadien die Altersangabe fehlt. Die Angabe des Alters habe ich mit Absicht unterlassen, weil die Bestimmung desselben an einem Insekt, welches eine so langdauernde Embryonalentwicklung durchmacht wie Phyllodromia, nur zu leicht mit Irrthümern verknüpft sein kann.

Auch ist die Dauer der Embryonalentwicklung von der Temperatur abhängig, indem die Entwicklung je nach dem Wechsel derselben bald etwas rascher, bald etwas langsamer verläuft, und ferner findet man auch nicht selten, dass von den zahlreichen, in einem Cocon eingeschlossenen Eiern im Anfang der Entwicklungsperiode einzelne etwas in der Ausbildung zurückgeblieben oder andere schon etwas weiter fortgeschritten sind, als dies bei der Mehrzahl der übrigen Eier der Fall ist. Diese ungünstigen Verhältnisse haben mich bewogen, von einer Bestimmung des Alters überhaupt abzusehen. Dagegen hielt ich es für wesentlicher, bei jugendlichen Embryonen eine Uebersicht über den Entwicklungsgrad zu geben, welchen zu gleicher Zeit mit den Sexualorganen auch andere Organe des Körpers erreicht haben. Dies war um so nöthiger, als die verschiedenen Entwicklungsprocesse, welche in einem neu entstehenden Organismus sich nebeneinander abspielen, Anfangs sich gegenseitig sehr stark beeinflussen. Bei

der Betrachtung eines einzelnen Organes würden daher die Veränderungen, welche dasselbe erleidet, oft völlig unverständlich bleiben müssen, wenn der Ueberblick über die Gesammtheit verloren gegangen ist.

Für die Förderung meiner Arbeit boten mir die reichen Hülfsmittel des Berliner zoologischen Instituts eine wesentliche Unterstützung. Herrn Geheimrath Schulze spreche ich für die Ueberlassung derselben, wie auch ganz besonders für die lebhafte Theilnahme, die er stets meinen Untersuchungen schenkte, meinen aufrichtigen Dank aus.

Auch den Herren Dr. Korschelt und Dr. Heider bin ich für ihr freundliches Interesse an meiner Arbeit zu herzlichem Danke verpflichtet.

Untersuchungsmethoden.

Die Behandlung der Eier von Phyllodromia bietet grosse technische Schwierigkeiten dar, die es in früherer Zeit geradezu unmöglich gemacht haben, die Entwicklungsgeschichte dieses Insektes zu studiren. Zahlreiche Eier sind in einem festen chitinösen Cocon eingeschlossen und liegen in Fächern desselben, die durch Quersepten von einander abgetrennt sind. Versucht man es nun, einen Cocon ohne weitere Vorbereitungen zu öffnen, so fliesst, falls nicht schon die Entwicklung sehr weit fortgeschritten war, eine breiig flüssige Masse aus, die aus dem zusammengelaufenen Dotter aller Eier besteht. Bei einer vorherigen Behandlung mit Reagentien wird andererseits das Eindringen derselben wieder durch die starke Chitinwand des Cocons verhindert, so dass eine Conservirung der Eier in demselben ausserordentlich erschwert ist. Eine Methode, um Eier in allen verschiedenen Entwicklungsstadien zu erhalten, hat Cholodkovsky (17) angegeben. Cholodkovsky empfiehlt, den Cocon nach

vorhergegangener vorsichtiger Oeffnung an beiden Enden in die Perenyi'sche Flüssigkeit zu legen, in welcher er dann mehrere Stunden verbleiben soll. Darauf wird der Cocon in Alkohol gehärtet, und es lässt sich nun seine Wand abpräpariren und die Eier können isolirt werden. Nach den Angaben von Cholodkovsky habe ich eine ganze Reihe von Versuchen angestellt und kann bestätigen, dass die Isolirung der Eier sehr leicht gelingt. Soweit es nur darauf ankommt, die äussere Gestalt und die allgemeineren Organisationsverhältnisse zu studiren, ist die beschriebene Conservirungsart stets zu empfehlen. Dagegen ist es mir aber nie gelungen, hiermit die feinere Structur der Gewebe in befriedigender Weise zu erhalten. Um dieses Ziel zu erreichen, hat mir eine andere Methode gute Dienste geleistet, welche ich daher bei der Untersuchung jüngerer Embryonen fast ausschliesslich angewendet habe. Es wurde zunächst der dem Weibchen soeben entnommene Cocon an dem Ende vorsichtig angeschnitten, welches vorher im Körper des Weibchens verborgen war, da an dieser Stelle die Wand des Cocons am weichsten und nachgiebigsten ist. Nach erfolgter Oeffnung habe ich den Cocon sofort in heisses Wasser von etwa 90° C. gebracht, um ihn nach zwei Minuten in Chromosmiumessigsäure zu legen. In dieser Flüssigkeit wurde der Cocon nun vollständig geöffnet und es liessen sich jetzt die Embryonen verhältnissmässig leicht herauspräpariren. Nach kurzem Verweilen in der Chromosmiumessigsäure wurden die Embryonen in Wasser ausgewaschen und mit Alkohol allmählich gehärtet.

Die eben beschriebene Conservirungsmethode gab aber kein befriedigendes Resultat mehr, sobald die Entwicklung der Embryonen weiter fortgeschritten war und an der Oberfläche derselben sich schon eine feste Chitinhaut ausgebildet hatte. In diesem Falle ermöglichte es

jedoch die starke Chitinbekleidung, dass die Embryonen noch lebend, in unversehrtem Zustande, aus dem Cocon herauspräparirt werden konnten. Die Embryonen mussten sodann einzeln conservirt werden, nachdem zuvor im Thoraxtheil ihres Körpers die für Reagentien undurchlässige Chitinwand zerstört worden war. Als das einzig zuverlässige Conservirungsmittel erwies sich hier Pikrinschwefelsäure, die bei einer Temperatur von etwa 50° C. angewendet wurde. Zum Auswaschen derselben wurde 63 proc. Alkohol benutzt. Auch diese Conservirungsmethode war nur für ein bestimmtes Entwicklungsstadium, nur für ältere Embryonen und für ganz junge Larven brauchbar. Zum Conserviren älterer Larven eignete sich Sublimat oder Chromosmiumessigsäure am besten, doch war es auch hier unumgänglich nöthig, den Flüssigkeiten durch Oeffnen des Chitinpanzers einen möglichst ungehinderten Zutritt zu verschaffen. Zur Färbung wendete ich fast ausschliesslich Boraxcarmin an, das nachher durch 63 proc. Alkohol mit einem Zusatz von Salzsäure ausgewaschen wurde. Das Einbetten geschah in Paraffin, und zwar bewährte sich solches von möglichst hohem Schmelzpunkt (ca. 55° C.) am besten.

Grosse Schwierigkeiten machte es, vollständige Schnittserien durch junge Embryonen zu erlangen. Sehr häufig zersplitterte nämlich beim Schneiden der durch die Konservirung ausserordentlich spröde gewordene Dotter und zerstörte hierbei den ganzen Schnitt. Um diesen Uebelstand zu verhüten, hat mir eine Methode wesentliche Dienste geleistet, die ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. Carl Heider verdanke, und welche derselbe auch in seiner Arbeit über die Embryonalentwicklung des Hydrophilus (32) erwähnt hat. Diese Methode besteht darin, dass aus Mastixkollodium, Alkohol absolut. und Aether eine farblose Flüssigkeit hergestellt wird, mit welcher jedesmal vor dem Abnehmen eines

Schnittes das im Paraffinblock befindliche Object vorsichtig überstrichen wird. Während nun der Aether sich sogleich verflüchtigt, bleibt ein dünnes Häutchen von Collodium auf dem Paraffinblock zurück, das beim Durchziehen des Messers den Schnitt zusammenhält und das Ausspringen des Dotters verhütet.

I. Die Bildung der Genitalzellen.

Ein junger Keimstreif von Phyllodromia stellt bald nach vollendeter Gastrulation ein schmales zelliges Band dar, das einer umfangreichen ovalen und seitlich komprimirten Dottermasse aufliegt. Der Keimstreifen bildet in diesem Stadium noch eine völlig gerade Linie und besitzt nur an dem Abschnitt, welcher dem späteren Kopftheil entspricht, zwei starke seitliche Erweiterungen, die beiden Scheitellappen. Eine kurze Strecke hinter denselben bemerkt man in der Medianlinie eine seichte Vertiefung, welche der Anlage des Stomodäums entspricht. An dem jungen Keimstreifen lassen sich erst zwei verschiedene Zellenlagen erkennen. Eine Schicht von hohen und schmalen Zellen liegt an der dem Dotter abgewendeten ventralen Seite und geht vorn und hinten ohne scharfe Grenze in die Amnionhaut über. Diese Schicht hat man als Ektoderm zu bezeichnen. Zwischen dem Ektoderm und dem Dotter liegt ein zweites Zellenlager, aus welchem Entoderm und Mesoderm hervorgehen.

Dieses zweite Zellenlager hat von Kowalewsky (40) die Bezeichnung „unteres Blatt“ erhalten. Viele Autoren haben demselben einfach den Namen „Mesoderm“ gegeben, während von anderer Seite der Ausdruck „Entomesoderm“ vorgeschlagen ist. Graber (24) hat die betreffende Schicht „Hypoblast“ oder „Entoblast“ genannt und begründet neuerdings (25) die nicht unberechtigte Bezeichnung „Ptychoblast.“

In den folgenden Ausführungen werde ich mich

speciell nur mit dem Theil der in Rede stehenden Zellenschicht zu beschäftigen haben, welcher den Genitalzellen und den Ursegmenten den Ursprung giebt. Dieser Theil ist sicher rein mesodermaler Natur und ich werde deshalb in der Folge dieses zweite Zellenlager einfach als „Mesoderm“ bezeichnen*).

Das Mesoderm liegt als eine überall einfache Zellenschicht dem Ektoderm dicht an. Ektoderm und Mesoderm lassen sich leicht von einander unterscheiden. Das Ektoderm setzt sich aus dicht aneinander gedrängten cylindrischen Zellen zusammen, welche senkrecht zur Oberfläche des Keimstreifs gestellt sind. Das Mesoderm besteht aus nur locker aneinander gefügten Zellen von unregelmässig rundlicher Gestalt.

Während das Ektoderm an seiner Oberfläche sowohl gegen die Amnionhöhle, wie auch gegen das Mesoderm hin, eine glatte Contour zeigt, ist dies bei der letzteren Zellenschicht nicht der Fall, sondern die einzelnen Kuppen der Mesodermzellen ragen bald etwas mehr, bald etwas weniger weit in die weiche Dottermasse hinein. Auch sind die Mesodermzellen nicht alle von derselben Grösse. Gerade die unregelmässige Oberfläche, welche die Mesodermschicht besitzt, wird zum Theil dadurch bedingt, dass einzelne der Zellen derselben einen grösseren Umfang erreicht haben. Die vergrösserten Zellen müssen sich nämlich etwas weiter über das Niveau

*) Anmerkung: Wenn ich hier den Namen Mesoderm anwende, so zweifle ich damit natürlich nicht daran, dass auch bei Phyllodromia aus diesem zweiten, unter dem Ektoderm befindlichen Zellenlager das Darmdrüsenblatt hervorgeht. Von dem von Cholodkovsky (16) beschriebenen Bildungsmodus des Entoderms habe ich mich allerdings nicht überzeugen können, sondern ich möchte eher glauben, dass das erste Auftreten desselben am Vorder- und Hinterende des Keimstreifs zu suchen sein wird, von welchen Stellen aus, ähnlich wie dies schon für andere Insekten beschrieben wurde, das Entoderm nach der Mitte des Körpers hinwächst.

des Mesoderms emporheben, weil sie zu einer stärkeren Ausdehnung nach den Seiten hin keinen Platz finden können.

Besonders in der hinteren Partie des Keimstreifens fallen einige derartige grössere Zellen auf, und man bemerkt auch, dass einzelne von ihnen sich sogar ein wenig von der Ektodermschicht fort und über die benachbarten kleineren Mesodermzellen hinaus nach dem Dotter hin vorgeschoben haben. Es macht den Eindruck, als suche eine solche Zelle sich völlig über die Mesodermschicht hinaus zu erheben, um Raum für eine noch weiter gehende Vergrösserung zu finden. Auch sieht man zuweilen eine umfangreichere Mesodermzelle, welche, um sich Platz zu schaffen, eine benachbarte kleinere Zelle seitlich emporgedrückt hat. Doch hat es auch hier den Anschein, als strebe die vergrösserte Zelle dem Dotter zu, denn sie nimmt meist eine längliche Form an und überragt ebenfalls schon die Oberfläche der Mesodermschicht. In der Struktur gleichen die wenigen vergrösserten Zellen den übrigen Mesodermzellen noch vollkommen, höchstens zeigt sich der Kern bei den ersteren ein wenig schwächer gefärbt, sonst ist es hier nur das Zellplasma, welches eine Zunahme erfahren hat.

Bei einem etwas älteren Keimstreif tritt ein Fortschritt in der Entwicklung schon äusserlich sogleich hervor, indem der Keimstreif nicht mehr in Form einer geraden Linie verläuft, sondern, allerdings nur schwach ausgeprägte, wellenförmige Krümmungen aufweist. Diese Krümmungen bilden die erste Andeutung der beginnenden Segmentirung. Die Mesodermschicht hat jetzt auch eine etwas grössere Längsausdehnung gewonnen. Wie schon erwähnt geht das Ektoderm am vorderen und hinteren Ende des Keimstreifs vermittelst einer Umbiegung ohne deutliche Grenze in die Amnionhaut über. Das Mesoderm folgt jetzt am Hinterende des Keimstreifs dem

Ektoderm. Es erstreckt sich über die hintere Umbiegungsstelle desselben hinaus und geht gleichfalls auf die ventrale Seite über. Der Keimstreif erscheint deshalb jetzt an seinem hintersten Ende nach der Ventralseite hin umgebogen. Bei einer genaueren Betrachtung der Mesodermschicht eines solchen Keimstreifs fällt es sogleich auf, dass sich in der hinteren Partie desselben einzelne Zellen vorfinden, die oberhalb des Mesodermlagers zwischen diesem und der Dottermasse liegen. Diese Zellen sind sowohl durch ihren Umfang wie auch durch ihr Aussehen von den Zellen innerhalb der Mesodermschicht unterschieden. Die letzteren besitzen zum weitaus grössten Theil einen unregelmässig rundlichen Kern, der sich sehr stark färbt und ein oder zwei dunklere Kernkörperchen in seinem Innern erkennen lässt. Das Zellplasma ist an diesen Zellen nur als eine dünne schwächer gefärbte Schicht im Umkreis des Kernes sichtbar. Bei den einzelnen oberhalb des Mesoderms liegenden umfangreicheren Zellen ist es besonders das Zellplasma, das eine Zunahme erfahren hat und jetzt als ein breiter, fast ganz farbloser Hof den Zellkern umgiebt. Auch der letztere unterscheidet sich von den Kernen der gewöhnlichen Mesodermzellen. Er ist schwächer gefärbt als diese, ist rund und lässt das Chromatingerüst, sowie einen kleinen dunklen Nucleolus sehr deutlich hervortreten. Die einzelnen grösseren, zwischen dem Dotter und der Mesodermschicht befindlichen Zellen sind, wie sich zeigen wird, in späterer Zeit dazu bestimmt in die Genitalanlagen eingeschlossen zu werden und die Fortpflanzungsproducte für den Organismus zu liefern, ich werde sie deshalb von nun an als Genitalzellen bezeichnen.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass die Genitalzellen, welche jetzt zwischen der Mesodermschicht und der Dottermasse liegen, identisch mit den vergrösserten Zellen sind, welche in einem etwas früheren Ent-

wicklungsstadium sich über die Oberfläche des Mesoderms erhoben hatten. Wir sahen oben, dass die sich vergrössernden Mesodermzellen die Neigung zeigten, sich von dem Ektoderm fortzubewegen und über die Mesodermschicht hinaus nach dem Dotter sich vorzuschieben. Dieses Ziel ist jetzt erreicht worden. Die Berührung der sich vergrössernden Zellen mit der Ektodermschicht hat aufgehört und die Zellen sind an die Oberfläche des Mesoderms gewandert. Auch ein andrer Umstand spricht dafür, dass die der Oberfläche des Mesoderms aufliegenden Genitalzellen aus der Mesodermschicht herstammen und nicht etwa, wie man vielleicht vermuthen könnte, aus Dotterzellen hervorgegangen sind und sich dem Mesoderm apponirt haben. Man bemerkt nämlich, dass eine Genitalzelle jedesmal zwischen den Kuppen zweier nebeneinander liegender Mesodermzellen ihren Platz hat. Dieses Verhalten würde sich kaum so regelmässig finden, wenn vom Dotter her die Genitalzelle an die Oberfläche des Mesoderms gelangt wäre, denn in einem solchen Falle hätte sich die Genitalzelle ja doch ebenso gut der Kuppe einer Mesodermzelle auflagern können. Dagegen lässt sich die hier beobachtete Lage der Genitalzellen sehr ungezwungen erklären, wenn man annimmt, dass eine sich vergrössernde Zelle aus der Mesodermschicht emporgerückt ist. Sobald dann die benachbarten Mesodermzellen sich aneinander fügen, um den durch das Emporrücken der Genitalzelle frei gewordenen Raum auszufüllen, so muss die Genitalzelle ihren Platz zwischen den Spitzen dieser Mesodermzellen einnehmen.

Die Zahl der Genitalzellen ist anfänglich noch sehr gering. An einem Keimstreifen, welcher als erste Andeutung der Segmentirung erst wenig hervortretende Krümmungen zeigte, konnte ich an einer lückenlosen Serie von Längsschnitten nur 9 auffinden. Doch ist hiermit die definitive Zahl der Genitalzellen noch bei

weitem nicht erreicht worden. Man sieht auch wieder einzelne Mesodermzellen, die sich vergrössert haben und über das Niveau der Mesodermschicht sich emporheben. Unter diesen Zellen trifft man auch Uebergangsformen an, welche in der Mitte stehen zwischen den kleineren Mesodermzellen mit ihren dunklen Kernen und den grösseren Genitalzellen mit dem farblosen Zellplasma und helleren Kernen.

Bei weiter entwickelten Keimstreifen hat daher die Zahl der Genitalzellen eine Zunahme erfahren. Bei solchen Keimstreifen zeigt sich dann auch die Segmentirung schon deutlicher ausgeprägt. Hinter dem viel tiefer gewordenen Stomodäum sind kleine paarige Ausbauchungen entstanden, die die erste Anlage der Mundextremitäten darstellen. Auf diese kleinen Ausbauchungen folgen drei Paar etwas stärkere seitliche Vorwölbungen, welche den späteren Thoraxextremitäten entsprechen. Den hinter der Anlage der Thoraxextremitäten folgenden Abschnitt können wir nun als Abdominaltheil bezeichnen. Innerhalb dieses Theiles zeigen sich nur ganz schwach hervortretende Krümmungen, welche noch keinen sicheren Anhalt zum Unterscheiden der einzelnen Segmente geben. In diesem Stadium hatte sich die Zahl der Genitalzellen schon auf 20 vermehrt. Wie früher haben die Genitalzellen ihre Lage zwischen dem Dotter und der Mesodermschicht und zwar stets zwischen den Spitzen der Mesodermzellen; sie finden sich im ganzen Abdominaltheil zerstreut vor, nur selten liegen zwei von ihnen dicht bei einander. Es verdient vielleicht auch hervorgehoben zu werden, dass sich stets bei Keimstreifen in diesem Entwicklungsstadium einige Genitalzellen am Hinterende des Abdominaltheiles nachweisen liessen und zwar gerade an der Stelle, an welcher sich der Keimstreif nach der Ventralseite hin umschlägt.

Mit der allmähligen Ausbildung des Keimstreifens

vergrössert sich nach und nach die Zahl der Genitalzellen. Die Vermehrung dieser Zellen findet aber ausschliesslich noch dadurch statt, dass sich einzelne Mesodermzellen in Genitalzellen umwandeln. Niemals kommt es zu einer Theilung der bereits ausgebildeten Genitalzellen. Diese letzteren haben inzwischen ein Aussehen angenommen, welches es ermöglicht, sie sehr leicht von den übrigen Mesodermzellen zu unterscheiden; die einzelne Genitalzelle erreicht einen Umfang von 14 μ und damit oft die doppelte Grösse mancher Mesodermzellen. Die Gestalt der Zelle ist sehr verschieden, bald kugelrund, bald polygonal oder längsoval. Das Zellplasma färbt sich nur sehr wenig und scheint im Innern körnchenreicher, als unmittelbar an der Oberfläche zu sein. Der Kern ist etwa 9 μ gross, hat stets eine kugelige Gestalt und ist von einem starken, ausserordentlich deutlich hervortretenden Chromatingerüst durchsetzt. Im Centrum liegt ein grosser und sehr stark sich färbender, glänzender Nucleolus, in dessen nächster Nähe sich kein Chromatin vorfindet. Das Kernkörperchen erscheint deshalb von einem farblosen Hof umgeben, der an seiner Peripherie sich mit zackigen Fortsätzen in die Chromatinschicht des Kerns hineinerstreckt. Gerade diese Anordnung des Chromatins innerhalb des Kerns ist für die Genitalzellen ausserordentlich charakteristisch und bildet ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Genitalzellen von den übrigen Körperzellen. Da die beschriebene Kernstructur bei allen Genitalzellen in gleicher Weise deutlich hervortritt, so ist es vollkommen ausgeschlossen, dass etwa Theilungen der Genitalzellen hätten übersehen werden können.

Die Veränderungen, welche der Keimstreif bei seiner Weiterentwicklung durchmacht, bestehen darin, dass kurz vor seiner hinteren Umbiegungsstelle zuerst eine kleine nach der Ventralseite gerichtete Ausbauchung entsteht.

Diese bildet sich in kurzer Zeit zu einer stärkeren Vorwölbung aus, deren Convexität nach der Ventralseite hin in die Amnionhöhle hinein sieht, während ihre Concavität dorsalwärts nach dem Dotter gerichtet ist. Bald darauf beschreibt die Vorwölbuug eine Umdrehung nach dem Kopfende hin, so dass nach Vollziehung derselben die convexe Seite derselben dem Kopfende zugewendet ist und in die Amnionhöhle hineinragt, während ihre concave Seite nach hinten gerichtet ist. Auf diese Weise hat die hinterste Partie des Keimstreifs sich um einen Winkel von 90° geneigt und nimmt jetzt eine Lage ein, welche senkrecht zu dem vorderen viel längeren Abschnitt des Abdominaltheiles steht. Aus der hinteren umgebogenen Partie des Keimstreifs gehen die letzten Abdominalsegmente hervor. An dem hintersten Ende der Mesodermschicht, welches schon vorher nach der Ventralseite umgeschlagen war, tritt nunmehr eine starke Zellvermehrung ein. Durch den hier stattfindenden Vermehrungsprocess entsteht bald eine Ansammlung von Zellen, welche in die Concavität der Vorwölbung hineinragt und an ihrer Oberfläche einzelne Genitalzellen trägt.

Wie schon Cholodkovsky (17) beschrieben hat, fällt die Umdrehung des hintersten Theiles des Keimstreifens in eine Zeit, in welcher das erste Bauchfusspaar entsteht. Gerade wie im Thoraxtheil des Keimstreifens drei Paar seitliche Vorwölbungen entstanden sind, welche den späteren drei Beinpaaren entsprechen, so bildet sich jetzt auch vorn im Abdomen jederseits eine kleine Ausbauchung, die Anlage der ersten Abdominalextremität. Der hinter diesen zwei Ausbauchungen folgende Theil des Abdomens lässt Anfangs noch keine deutlichen Extremitätenanlagen erkennen. Doch sind die schon früher erwähnten wellenförmigen Krümmungen durch stärker markirte Vertiefungen von einander abgesetzt und es

wird hierdurch eine Segmentirung, namentlich im vorderen Theil des Abdomens schon deutlich sichtbar.

Richtet man jetzt die Aufmerksamkeit auf die Vertheilung der Genitalzellen im Abdominaltheil des Körpers, so sieht man, dass im ersten Abdominalsegment sich keine Genitalzellen vorfinden, sondern dass die vordersten erst auf der Grenze zwischen dem ersten und dem zweiten Abdominalsegment liegen. Auch in der auf das erste Segment weiter nach hinten folgenden Abdominalpartie bemerkt man, dass die Genitalzellen nicht innerhalb eines Segmentes sich befinden, sondern dass sie vorzugsweise ihre Lage an der Grenze zweier benachbarter Segmente haben. Diese intersegmentale Anordnung der Geschlechtszellen tritt allerdings nicht sehr deutlich hervor, und zwar schon deshalb nicht, weil die Segmente sich noch nicht sehr scharf von einander absetzen und die Zahl der Genitalzellen noch eine geringe ist. Gleichwohl ist aber die Thatsache nicht zu verkennen, dass die Genitalzellen sich fast stets unterhalb einer Vertiefung befinden, welche zwei aufeinander folgende Segmente trennt. Es ist ferner noch hervorzuheben, dass die Mittellinie des Keimstreifs frei von Genitalzellen ist.

Sehr wesentliche Veränderungen gehen im Abdominaltheil vor sich, wenn in ihm die Extremitätenanlagen sich entwickeln, denn mit dem Auftreten der Extremitäten geht zugleich die Entstehung der Ursegmente Hand in Hand.

Wie schon erwähnt, zeigt sich die erste Anlage eines Extremitätenpaares darin, dass in einem Segmente rechts und links von der Medianlinie sich je eine kleine Vorwölbung des Keimstreifens bildet. Beide Vorwölbungen ragen in die Amnionhöhle hinein und bestehen aussen aus einer Schicht von Ektodermzellen. Das Mesoderm betheiligt sich aber auch an der Extremitätenanlage,

indem es der Ektodermschicht folgt und in einer continuirlichen Lage die Höhlung der sich allmählich immer tiefer ausbauchenden Vorwölbung auskleidet. Hierdurch entsteht allmählich rechts und links in einem Segmente ein kleines Mesodermsäckchen, welches in einer Ausstülpung des Ektoderms sich befindet und zunächst noch nach der Dorsalseite, d. h. nach dem Dotter zu geöffnet ist. Bald aber schliesst sich dorsalwärts das Säckchen, indem seine freien Ränder sich einkrümmen, gegen einander hinwachsen und mit einander verschmelzen. Hierdurch kommen im Abdominaltheil des Körpers zu den Seiten der Medianlinie befindliche, von einander isolirte, kleine Mesodermsäckchen zur Anlage, welche in entsprechenden vom Ektoderm gebildeten Vorwölbungen des Keimstreifs liegen. Die paarigen Vorwölbungen des Keimstreifs sind als die Rudimente der Abdominalextremitäten anzusehen und die in ihnen liegenden Mesodermsäckchen stellen die Ursegmente dar. Die Wand eines jeden Ursegmentes besteht aus einer einfachen Schicht von Mesodermzellen, welche dicht gedrängt in epithelialer Anordnung, einen kleinen Hohlraum, das Cölom umschliessen. Die Entstehung der Ursegmente geht übereinstimmend mit der Entwicklung der kleinen sackförmigen Abdominalextremitäten von vorn nach hinten vor sich. In den ersten beiden Abdominalsegmenten haben sich die ersten zwei Paare von Mesodermsäckchen schon fertig ausgebildet, während das dritte und vierte Paar noch im Begriffe stehen sich zu schliessen und in der hintersten Partie des Abdomens sich noch gar keine Vorwölbungen angelegt haben.

Bei der Bildung der Ursegmente wird die ganze Mesodermschicht aufgebraucht. Ausgeschlossen hiervon bleiben im Abdominaltheile nur vereinzelte Mesodermzellen, die in der Medianlinie des Keimstreifs liegen bleiben, sowie die vorhin erwähnte Anhäufung von Zellen

am hintersten Ende des Körpers. Der ganze übrige Theil des Mesoderms, welcher früher in einer einfachen Schicht dem Ektoderm angelagert war, zerfällt jetzt in einzelne selbstständige Theile und stellt die epitheliale Auskleidung der einzelnen Abschnitte der echten Leibeshöhle dar.

Es wird nun von Interesse sein, zu untersuchen, welchen Einfluss der Zerfall der Mesodermschicht in die einzelnen Ursegmente auf die Genitalzellen ausgeübt hat. Wie wir sahen, besassen früher die dem Mesoderm aufliegenden Genitalzellen eine intersegmentale Anordnung. Da aber die Cölomsäcke nur innerhalb der Segmente entstehen, so ist es leicht erklärlich, dass die Genitalzellen bei der Einstülpung der Mesodermschicht nicht mit in die Tiefe des Mesodermsäckchens gelangen, sondern immer zwischen zwei Säckchen ihre Lage einnehmen müssen. Sobald sich diese nun vollständig von einander abschnüren, indem sich ihre freien Ränder einkrümmen und mit einander verwachsen, so liegen dann die Genitalzellen zwischen den benachbarten Zellen zweier aufeinander folgender Cölomsäckchen eingekeilt, oder gelangen an das Ektoderm und lagern sich letzterem auf.

Bei dem Verschluss der Cölomsäckchen haben die gegeneinander wachsenden freien Ränder sich etwas nach dem Dotter d. h. nach der Dorsalseite hin vorgewölbt. Gleich nach der Fertigstellung des Ursegmentes besitzt dasselbe daher eine kleine dorsalwärts gerichtete Kuppe, welche über die trennenden Einschnitte zwischen zwei Extremitäten hinausragt. Dieser kleine kuppenförmig vorragende Theil dehnt sich bald ziemlich stark nach der Seite, sowie dorsalwärts aus und bildet hierdurch einen besonderen Abschnitt des Ursegmentes. Ein jedes Cölomsäckchen setzt sich daher nunmehr aus zwei Theilen zusammen, aus einem etwas engeren ventralen,

der im Innern der Extremität liegt, und einem weiteren dorsalen, welcher nach dem Dotter hin vorgewölbt ist. Beide Theile gehen ohne Grenze in einander über. Der ventrale, der Extremität zugehörige Theil wird schon sehr frühzeitig und zwar ungefähr dann wieder zurückgebildet, wenn der Fettkörper sich entwickelt. Der dorsale Theil des Ursegmentes umschliesst den Abschnitt der echten Leibeshöhle, welcher dem Körper selbst angehört und bleibt noch längere Zeit hindurch bestehen.

An jedem Cölomsäckchen lassen sich ferner mehrere Wände unterscheiden, die allerdings nicht scharf von einander getrennt sind, vielmehr allmählig in einander übergehen. So besitzt ein jedes Ursegment eine vordere und eine hintere Wand, welche der Wand des benachbarten vorhergehenden oder nachfolgenden Ursegmentes zugekehrt ist. Die in dieser Weise an einander grenzenden Wände zweier auf einander folgender Ursegmente werden als Dissepimente bezeichnet. Die Dissepimente sind auf Längsschnitten sehr leicht aufzufinden. Auf Querschnitten werden natürlich die vordere und die hintere Dissepimentwand eines Ursegmentes nur von Zeit zu Zeit getroffen werden können, und auch dann ist es nur schwer zu sagen, ob man die hintere Wand eines Ursegmentes oder die vordere des darauf folgenden vor sich hat. Dagegen kann man sich über die anderen Wände am besten Aufklärung verschaffen, wenn man Querschnitte anfertigt. An einem Querschnitte durch die Mitte eines Ursegmentes bemerkt man, dass dasselbe ungefähr die Gestalt eines Dreiecks hat, dessen Basis nach dem Dotter hin gerichtet ist, während die Spitze nach der Ventralseite hinsieht. Diejenige Wand des Ursegmentes, welche der Basis des Dreiecks entspricht, ist der Dorsalseite des Keimstreifs zugewendet. Von den beiden anderen Seiten, welche in der Spitze des Dreiecks zusammenstossen, liegt die eine lateralwärts und ist

dort einer Ektodermschicht angelagert, welche die Anlage der Hypodermis darstellt. Die andere Seite liegt medialwärts davon und befindet sich in unmittelbarer Nachbarschaft von den im Ektoderm zur Anlage gekommenen Primitivwülsten des Bauchmarks. An jedem Ursegment kann man somit, abgesehen von den Dissepimenten, drei Wände unterscheiden, eine dorsale, eine laterale und eine mediale. Diese Bezeichnungen sind streng genommen allerdings insofern nicht ganz zutreffend, als die einzelnen Wände nicht vollkommen nur den betreffenden Körperseiten zugekehrt sind. Es ist vielmehr die laterale Wand der Ventral- und Lateralseite, die mediale Wand der Medial- und Ventralseite zugewendet und die dorsale Wand nimmt namentlich in den späteren Entwicklungsstadien eine mehr und mehr mediale Lage ein. Trotzdem will ich aber der besseren Uebersicht halber die einfachen Bezeichnungen dorsale, mediale und ventrale Wand anwenden. Zum leichteren Verständniss für die folgenden Ausführungen will ich auch noch vorausschicken, dass die dorsale, dem Dotter zugewendete Wand des Ursegmentes es ist, von der in späterer Zeit die splanchnische Mesodermschicht sich abspaltet, während die laterale Wand der somatischen Mesodermschicht den Ursprung giebt.

Sobald sich im Abdominaltheil die Ursegmente vollzählig ausgebildet haben, tritt die Segmentirung im ganzen Körper deutlich hervor. Im Abdomen finden sich jetzt 10 Segmente, von denen ein jedes ein Extremitätenpaar besitzt. Auf diese 10 Segmente folgt als elfter Abschnitt noch das Telson. Die 7 ersten Abdominalsegmente liegen in der geraden Verlängerung des Thorax in einer Reihe hintereinander. Zwischen dem 7. und 8. Segment ist der Keimstreif im rechten Winkel umgebogen, so dass das 8. Segment senkrecht zu den vorhergehenden steht und dorsalwärts gerichtet ist. Zwischen

dem 8. und 9. Segment findet abermals eine Umbiegung statt; es verlaufen daher die letzten Abdominalsegmente wieder parallel mit den ersten und es sieht das hinterste Ende des Abdomens nach vorn.

Wenn wir nun wieder unsere Aufmerksamkeit den Genitalzellen zuwenden, so fällt es zunächst auf, dass gleich nach der Ausbildung der Ursegmente die Zahl der Genitalzellen sehr vergrössert ist, und fast um das Doppelte zugenommen hat. Man trifft jetzt im Abdominaltheil des Körpers ausserordentlich viele Genitalzellen an, die theils in der Wand der Ursegmente liegen, theils in der Leibeshöhle sich befinden. Ferner zeigt es sich noch, dass die Genitalzellen ausschliesslich in dem dorsalen, dem Körper und nicht der Extremität zugehörigen Abschnitt des Ursegmentes vorkommen und dass sie dort den Dissepimenten angelagert sind. Die jetzt in der Leibeshöhle befindlichen Genitalzellen sind nun auch in den Dissepimenten entstanden. Hierauf deutet einmal der Umstand hin, dass man noch jetzt in den Dissepimenten Genitalzellen bemerkt, welche dort zwischen den Mesodermzellen liegen, die die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle bilden. Ferner spricht noch hierfür, dass man in den Dissepimenten nicht selten Mittelformen zwischen Mesodermzellen und Genitalzellen antrifft. Man findet dort nämlich Zellen, die statt der cylindrischen Gestalt, welche die Epithelzellen der Leibeshöhle besitzen, eine rundliche Form angenommen haben. Auch die Kerne dieser Zellen sind nicht so stark gefärbt als die Kerne der Mesodermzellen und lassen das Chromatingerüst deutlicher hervortreten. Von den ausgebildeten Genitalzellen unterscheiden sich derartige Zellen noch durch ihre geringere Grösse und den dunkleren Kern. Wir haben hier Uebergangsformen von Epithelzellen der Leibeshöhle zu Genitalzellen vor uns.

Gerade wie in den früheren Entwicklungsstadien sich

einzelne Mesodermzellen in Genitalzellen umbildeten, so vollzieht sich auch nach der Bildung der Cölomsäcke dieser Umbildungsprocess noch weiter, indem auch jetzt noch Mesodermzellen, welche nunmehr in Form einer Epithelschicht einen Abschnitt der Leibeshöhle umschliessen, sich in Genitalzellen umwandeln.

Schon vor der Bildung der Cölomsäcke fiel es auf, dass die Genitalzellen vorwiegend an den intersegmentalen Einschnitten ihre Lage hatten und daher auch an der Grenze zweier Segmente entstanden sein mussten. Auch jetzt sehen wir wieder, dass die Genitalzellen intersegmental entstehen, indem sie aus den Epithelzellen der Dissepimente hervorgehen, welche zwei benachbarte Ursegmente von einander trennen. Gerade wie früher beobachtet man auch jetzt, dass eine Lageveränderung der fertigen Genitalzellen eintritt. Eine neuentstandene Genitalzelle schob sich damals sogleich über das Niveau der Mesodermschicht hinaus und befand sich dann zwischen dem Dotter und der Mesodermschicht. Auch jetzt suchen die Genitalzellen, welche in den Dissepimentwänden der Ursegmente entstanden sind, die Ursegmentwände alsbald zu verlassen. Dies ist auch schon um deswillen nöthig, weil die Genitalzellen bei ihrer ziemlich bedeutenden Grösse zwischen den dicht gedrängten Epithelzellen der Leibeshöhle gar keinen genügenden Platz finden könnten. Während früher die Genitalzellen, welche die Mesodermschicht verliessen, zwischen Dotter und Mesoderm ihren Platz einnehmen mussten, so müssen jetzt die Genitalzellen bei dem entsprechenden Vorgang in die Leibeshöhle gelangen. Dies ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass bei der Einkrümmung der Mesodermschicht, welche zur Entstehung eines Ursegmentes führte, diejenige Seite der Mesodermschicht, die vorher dem Dotter zugekehrt war, sich nun dem Cölom zugewendet hat.

Bei der Betrachtung von Längsschnitten fällt es jedoch auf, dass nicht alle Genitalzellen, welche die Ursegmentwand verlassen haben, in der Leibeshöhle liegen, sondern dass auch in dem schmalen Raum zwischen den Dissepimentwänden zweier benachbarter Ursegmente sich noch Genitalzellen vorfinden. Es sind dies diejenigen Genitalzellen, welche schon vor der Bildung der Ursegmente entstanden waren und die bei der Entstehung der Cölomsäckchen nicht in Mitleidenschaft gezogen wurden, sondern ihre frühere intersegmentale Lage unverändert beibehalten haben.

Eine Neubildung von Genitalzellen findet nach der Anlage der Ursegmente hauptsächlich in dem Raum vom 2. bis zum 6. Abdominalsegmente statt. Dort entsteht in den Dissepimenten vom Epithel der Leibeshöhle aus eine grosse Anzahl von Geschlechtszellen. Im ersten Abdominalsegment treten niemals Genitalzellen auf, während im siebenten Abdominalsegment sich weit weniger als in den vorhergehenden Segmenten bilden. Auch scheint es mir, als ob im letzteren die Umbildung in Genitalzellen etwas später erfolge, als in den vorderen Segmenten. Wenigstens konnte ich feststellen, dass in den Dissepimenten des 7. Abdominalsegmentes erst einzelne Umbildungsstadien von Mesodermzellen in Genitalzellen vorhanden waren, während weiter vorn, im 2. bis zum 6. Abdominalsegment schon fast sämmtliche Genitalzellen in die Leibeshöhle hineingerückt waren.

In den Wandungen der hinter dem 7. Abdominalsegment folgenden Cölomsäckchen entstehen keine Genitalzellen mehr. Trotzdem kann man aber, wenngleich nur ganz vereinzelt, auch in den letzten Abdominalsegmenten noch Genitalzellen antreffen. Auf diese in der hintersten Partie des Abdomens befindlichen Genitalzellen machte ich schon oben aufmerksam. Sie sind schon sehr frühzeitig aufgetreten und liegen später in dem nach

der Ventralseite umgebogenen Theil des Abdomens, wo man sie, wie schon erwähnt, neben der dort entstandenen Zellanhäufung vorfindet. Die Zahl der im hintersten Körperabschnitt vorhandenen Genitalzellen bleibt aber immer nur eine äusserst geringe, weil zu den einmal gebildeten später niemals neue Zellen hinzuzutreten scheinen. Dieselben erreichen auch nicht völlig die Grösse wie die weiter vornliegenden Genitalzellen. Es ist daher schwer, sie in den fortgeschritteneren Entwicklungsstadien noch aufzufinden, sobald in dem hintersten Abdominaltheil eine starke Vermehrung der Mesodermzellen eingetreten ist. Doch gelang es mir in einem Falle, eine derartige Genitalzelle noch später an der Seite des schon ziemlich weit ausgebildeten Enddarmes anzutreffen.

Welches das spätere Schicksal dieser in der hintersten Körperpartie befindlichen Genitalzellen ist, vermag ich leider nicht anzugeben. Da die Genitalzellen anfänglich eine gewisse Beweglichkeit zeigen, so ist es vielleicht nicht vollkommen ausgeschlossen, dass sie weiter nach vorn rücken und im 7. Abdominalsegment den Anschluss an die übrigen Genitalzellen finden. Von einer derartigen Wanderung habe ich allerdings nichts bemerken können, und sie erscheint auch wohl um deswillen unwahrscheinlich, weil der Weg, den hierbei eine einzelne Zelle zurücklegen müsste, doch ein verhältnismässig zu weiter sein würde.

II. Die Bildung der paarigen Genitalanlage.

Nachdem die Genitalzellen in den Dissepimenten entstanden sind, gelangen sie in die Leibeshöhle hinein und liegen in derselben der Dissepimentwand zunächst noch angelagert. Diesen Platz behalten sie aber nun nicht dauernd bei, sondern bewegen sich fort und rücken an die dorsale Wand des betreffenden Ursegmentes hin.

Für die Mehrzahl der Genitalzellen ist die eben beschriebene Lageveränderung nur eine sehr geringfügige. Es nahmen die Genitalzellen in dem (dorsalen) Körpertheil des Ursegmentes ihren Ursprung, und weil dort die Dissepimente an die dorsale Ursegmentwand angrenzen, so entstanden sie schon in der Nachbarschaft der dorsalen Ursegmentwände. Man sieht daher meistens, dass die Genitalzellen, welche eben aus der Dissepimentwand hinausgetreten sind, schon mit einem Theil ihrer Oberfläche die dorsale Ursegmentwand berühren. Bei solchen Zellen kann natürlich von einer eigentlichen Wanderung an die dorsale Ursegmentwand keine Rede sein, sondern es handelt sich hier nur um eine äusserst geringe Verschiebung, wenn sie später die Berührung mit dem Dissepiment ganz aufgeben. Nur ein Theil von Genitalzellen, welcher etwas weiter von den dorsalen Wänden entfernt entstanden ist, hat eine etwas grössere Lageveränderung durchzumachen. Diese Zellen müssen sich an den Dissepimenten des betreffenden Ursegments fortbewegen, bis sie zur dorsalen Wand gelangen. Dabei lösen sie sich aber niemals von der Wand ab, um frei durch das Lumen des Ursegmentes hindurch zur dorsalen Wand zu kommen, sondern bleiben immer in Berührung mit der Zellenschicht desselben.

Sobald die Genitalzellen an die dorsalen Ursegmentwände gelangt sind, drängen sie die Zellen der letzteren auseinander und schieben sich zwischen sie ein. Die Genitalzellen verlassen also wieder die Leibeshöhle, um sich in eine andere Ursegmentwand einzulagern. Doch ist hierbei zu berücksichtigen, dass die Einwanderung der Genitalzellen nur längs der Mittellinie der dorsalen Ursegmentwände stattfindet, gleich weit von dem medialen, wie von dem lateralen Ende derselben entfernt. Dabei schieben sich dann die Genitalzellen oft zu mehreren an demselben Punkte ein. Durch das massen-

hafte Einwandern von Genitalzellen bekommen die dorsalen Wände der betreffenden Ursegmente ein ganz eigenartiges Aussehen. Die Zellen dieser Wände, die früher regelmässig in einer Reihe neben einander lagen, sind jetzt an den Punkten, wo sich Genitalzellen hineingedrängt haben, vollständig auseinander gedrückt und übereinander geschoben worden. Bei diesem Vorgange haben die Zellen auch häufig ihre frühere Gestalt eingebüsst, indem sie aus der cylindrischen in eine mehr abgeplattete, langgestreckte Form übergegangen sind, wobei sie sich dann der Oberfläche einer Genitalzelle dicht anlegen.

Die dorsalen Wände der einzelnen Ursegmente haben wegen der vielen grossen Genitalzellen, welche sich in sie hineingedrängt haben, natürlich das Bestreben, sich nach allen Seiten hin auszudehnen. Eine solche Ausdehnung findet am stärksten am Vorder- und am Hinterende statt. Durch dieselbe gelangen jederseits die dorsalen Wände der einzelnen hintereinander liegenden Ursegmente ausserordentlich dicht aneinander und berühren sich beinahe gegenseitig mit ihren Enden. Fertigt man jetzt sagittale Längsschnitte an, welche durch die Mitte der einzelnen dorsalen Ursegmentwände gehen, so werden die Genitalzellen getroffen, und es zeigt sich, dass auf jeder Körperseite die in den Ursegmentwänden befindlichen Genitalzellen zusammen in einer langen, geraden Reihe liegen. Diese Reihe ist ununterbrochen und es liegen nicht, wie man vielleicht hätte vermuthen können, die Genitalzellen Segment für Segment in von einander isolirten Abtheilungen in den einzelnen dorsalen Ursegmentwänden. Dies ist deshalb nicht der Fall, weil die dorsalen Ursegmentwände, welche die Genitalzellen enthalten, durch ihre Ausdehnung gegenseitig sich sehr dicht aneinander gefügt haben. Auch werden die zwischen zwei Segmenten etwa befindlichen Lücken noch

durch diejenigen Genitalzellen ausgefüllt, welche vor der Bildung der Cölomsäckchen entstanden waren und intersegmental zwischen zwei Cölomsäckchen ihren Platz eingenommen hatten. Auf diese Weise ist es somit möglich, dass die Genitalzellen auf jeder Körperseite in einer langen ununterbrochenen Reihe hintereinander liegen und jederseits einen langen Strang formiren können. An der Bildung des letzteren betheiligen sich allerdings auch noch andere Zellen, welche ich weiter unten ausführlicher besprechen werde.

Sobald die Genitalzellen in die dorsalen Ursegmentwände einwandern, beginnen im Abdominaltheil des Körpers wichtige Umgestaltungen und Neubildungen einzutreten. An der Stelle der Ursegmente, an welcher die mediale und dorsale Wand aneinanderstossen, sieht man zunächst eine kleine Zellengruppe sich loslösen, die sich später, wie ich vermuthe, zum ventralen Längsmuskel ausbildet. Ferner beginnt nunmehr zwischen der medialen Ursegmentwand und dem Theil der lateralen Wand, welcher in der Extremität liegt, das Lumen des Cölomsäckchens zu verschwinden, so dass der ventrale der Extremität zugehörige Theil der Leibeshöhle überhaupt vollkommen verloren geht. Ausserdem kommt es jetzt noch zur Anlage des Fettkörpers. Derselbe verdankt auch seine Entstehung den Wandungen der Ursegmente. An seiner Bildung betheiligt sich sowohl ein Abschnitt der dorsalen, wie ein Theil der lateralen Ursegmentwand. Durch den Eintritt der Genitalzellen in die Mittellinie der dorsalen Ursegmentwände ist es möglich geworden, an einer jeden derselben zwei Abschnitte deutlich zu unterscheiden, von denen der eine lateral, der andere medial von den Geschlechtszellen sich befindet. Der laterale Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand reicht von den Genitalzellen bis zum dorsalen Ende der Ursegmenthöhle, wo er in die laterale Ursegmentwand

übergeht. Der mediale Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand erstreckt sich dagegen von den Geschlechtszellen bis zu dem oben erwähnten Punkte hin, von welchem sich der ventrale Längsmuskel losgelöst hat. Der mediale Abschnitt ist es nun, welcher einen grossen Theil des Fettkörpers entstehen lässt. Man beobachtet hier zunächst eine Vermehrung der in ihm befindlichen Zellen. Zugleich verlieren die Zellen auch ihre regelmässige epitheliale Anordnung, indem sie ihren früheren engen Zusammenhang aufgeben und nur noch in lockerer Verbindung untereinander bleiben. Der hierdurch entstandene Zellencomplex muss natürlich einen verhältnissmässig grossen Raum einnehmen und er findet nun auch in der betreffenden Ursegmentwand keinen hinreichenden Platz mehr, weswegen er sich in die Leibeshöhle hinein vorschiebt. Denselben Process sieht man gleichzeitig sich an der gegenüberliegenden Stelle der lateralen Ursegmentwand abspielen. Auch dort beginnen die Zellen sich zu vermehren, und es tritt dann ebenfalls eine, allerdings nicht so umfangreiche Zellenmasse in das Cölom ein. Sowohl die in der dorsalen, als auch die in der lateralen Ursegmentwand gebildete Zellenmasse trägt schon die charakteristischen Merkmale des sogenannten Fettkörpergewebes, indem sie beide aus unregelmässig gestalteten, nur lose aneinander gefügten Zellen bestehen. Innerhalb des Cöloms vereinigen sich beide Zellenmassen und verschmelzen zu einem einheitlichen Fettkörpercomplex, von welchem ein grosser Theil des Cöloms ausgefüllt wird.

Der ventrale, der Extremität zugehörige Theil der Leibeshöhle ging, wie wir gesehen, zuerst verloren. Es wird jetzt das darauf folgende Stück der Leibeshöhle vom Fettkörper ausgefüllt, und es bleibt somit nur noch die am weitesten dorsalwärts gelegene Partie derselben erhalten. Der dorsale vom Fettkörper freibleibende Ab-

schnitt der Leibeshöhle wird dorsalwärts von dem Rest der dorsalen Ursegmentwand begrenzt. Dieser Rest ist der laterale Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand, welcher von den Genitalzellen bis zur lateralen Ursegmentwand sich erstreckt und der, ohne zur Fettkörperbildung in irgend welche Beziehung zu treten, noch ganz das frühere Aussehen beibehalten hat. Lateral stösst an die Leibeshöhle der Rest der lateralen Ursegmentwand an, der ebenfalls zur Bildung des Fettkörpers nicht beigetragen hat. An die dritte ventrale Seite des noch frei gebliebenen Abschnittes der Leibeshöhle stösst keine Ursegmentwand an, sondern es findet sich jetzt hier statt dessen der Fettkörper vor. Während der Rest der dorsalen Ursegmentwand dasselbe Aussehen wie früher vollkommen bewahrt hat, ist dies bei dem Rest der lateralen Wand nicht der Fall, hier tritt vielmehr jetzt wieder eine starke Zellenwucherung ein, die zur Anlage der somatischen Schicht des Mesoderms führt.

Bei den wesentlichen Umgestaltungen, die in den Ursegmenten vor sich gehen, behalten die Genitalzellen ihr früheres Aussehen und ihre frühere Lage vollständig bei. Man sieht jetzt an Querschnitten, dass die Genitalzellen nicht mehr inmitten der dorsalen Ursegmentwand liegen, sondern dass sie an der medialen und dorsalen Kante des Fettkörpercomplexes sich befinden. Diese Lagerung entspricht aber ganz ihrem früheren Platz, da ja der mediale Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand sich zum Fettkörper umgebildet hat und die Genitalzellen daher jetzt letzterem anliegen müssen.

An Längsschnitten zeigt es sich, dass die Genitalzellen auf jeder Körperseite in einer langen Reihe hintereinander liegen, und dass hierdurch jederseits ein langer Zellenstrang gebildet wird, welcher der Oberfläche des Fettkörpers aufliegt. Doch sieht man jetzt sehr deutlich, dass die beiden Zellenstränge nicht ausschliesslich aus

Genitalzellen bestehen, sondern dass sich an ihrer Bildung auch noch andere kleinere Zellen betheiligen, die zwischen den Genitalzellen sich befinden und diesen sich überall dicht anfügen. Diese kleinen Zellen sind schon früher zu den Genitalzellen in Beziehung getreten und zwar in dem Zeitpunkte, in welchem die Genitalzellen sich in die dorsalen Ursegmentwände eindrängten. Von den sich eindrängenden Genitalzellen wurden an der betreffenden Stelle der dorsalen Ursegmentwand die Zellen auseinandergedrückt und bei Seite geschoben, wobei dann einige Zellen der dorsalen Ursegmentwand eine abgeflachte Form annahmen und der Oberfläche einer Genitalzelle sich anlegten. Diese Zellen sind auch ferner mit den Genitalzellen in einer festeren Verbindung geblieben und stehen von nun an mit ihnen in dauerndem Zusammenhang. Sie sind es, die in späterer Zeit beim Weibchen das Follikelepithel der Eiröhren zu liefern haben und beim Männchen ausserdem noch die epitheliale Hülle der Hodenbläschen bilden. Ich werde sie deswegen von jetzt an als Epithelzellen bezeichnen.

Der rechts und links der Oberfläche des Fettkörpers anliegende Zellenstrang besteht somit aus Genitalzellen und Epithelzellen. Es stellt derselbe ein einheitliches Ganzes dar, und wir können ihn schon als Genitalanlage bezeichnen, da aus ihm später die Geschlechtsdrüse hervorgeht.

In der paarigen Genitalanlage lassen die Genitalzellen und die Epithelzellen noch durchaus keine regelmässige Anordnung erkennen. Nur an ihrer Ventralseite ist dies schon in gewisser Beziehung der Fall. Bei Betrachtung von Querschnitten trifft man nämlich dort immer eine kleine Gruppe von Epithelzellen an. Wenn man die Herkunft dieser ventralwärts an der Genitalanlage befindlichen Epithelzellen verfolgt, so ergiebt es sich, dass sie ebenso wie die übrigen zwischen den

Genitalzellen befindlichen Epithelzellen zurückzuführen sind auf einzelne Zellen der früheren dorsalen Ursegmentwand. Während die übrigen Epithelzellen der Genitalanlage früher in der Mitte der dorsalen Ursegmentwand sich befanden, gehörten diese an der Ventralseite der Genitalanlage liegenden Epithelzellen schon dem medialen Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand an, obwohl sie nicht weit von der Mitte dieser Wand ihre Lage hatten. Bei der Einwanderung der Genitalzellen in die Mitte der dorsalen Ursegmentwand haben diese Zellen ihre Lage noch vollkommen beibehalten. Als dann später in dem medialen Abschnitt der dorsalen Ursegmentwand sich der Fettkörper entwickelte, nahmen sie an dessen Bildung keinen Antheil, sondern haben sich der Ventralseite der in ihrer unmittelbaren Nähe befindlichen Genitalanlage angefügt. Eine solche Anlagerung von Zellen des medialen Abschnittes der dorsalen Ursegmentwand hat in der ganzen Länge einer jeden Genitalanlage stattgefunden.

Die beiden Genitalanlagen lassen sich in der eben beschriebenen Zusammensetzung vom 2. bis zum 6. Abdominalsegment verfolgen.

III. Vergleichende Uebersicht über die Bildung der Sexualdrüsen bei den Insekten.

Ueber die Anlage der Fortpflanzungsorgane bei den Insekten sind schon eine ganze Reihe von Beobachtungen veröffentlicht worden. Die Mittheilungen, welche über diesen Gegenstand gemacht wurden, sind aber zum grossen Theil so verschiedenartig und abweichend, dass es zur Zeit noch ganz unmöglich ist, ein zusammenhängendes und übereinstimmendes Bild von der Entstehung der Sexualdrüsen bei den Insekten zu entwerfen.

Eine Zusammenstellung der bisher über die Bildung der Geschlechtsdrüsen vorhandenen Angaben ist bereits

von Balbiani (6) und Witlaczil (75) gemacht worden. Gleichwohl halte ich es aber für nöthig, nochmals eine möglichst vollständige und bis zur Gegenwart fortgeführte kurze Uebersicht über die bisherigen Resultate zu geben. Eine solche dürfte, wie ich glaube, nicht unwillkommen sein und wird vor allem zum besseren Verständniss des uns hier beschäftigenden Gegenstandes wesentlich beitragen.

Sehr frühzeitig ist man schon zu dem Ergebniss gelangt, dass die Fortpflanzungsorgane sich bereits auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe bilden müssen. Schon Herold (33) fand bei ganz jungen, erst vor kurzem aus dem Ei geschlüpften Raupen die Geschlechtsorgane vor. Er erkannte sowohl Hoden als auch Ovarien, von denen die ersteren aus vier kleinen Säckchen, die letzteren aus vier kleinen Röhren bestanden. Beide Organe besassen nach seinen Angaben schon einen Ausführungsgang, der im männlichen Geschlechte in der Mitte der Medianseite, beim weiblichen Geschlechte dagegen am Hinterende des Organes sich ansetzte. Aus dem frühzeitigen Vorhandensein so entwickelter Genitalien bei jungen Raupen zieht Herold den Schluss, dass die Fortpflanzungsdrüsen bereits beim Embryo angelegt werden müssen.

Nach Suckow (61) entstehen die Geschlechtsorgane bei Bombyx schon in den frühesten Zeiten des Embryonallebens. Zu einer Zeit, in welcher der Darmkanal soeben erst angelegt worden ist, soll an seinem Hinterende ein Knötchen hervorsprossen, „das sich späterhin durch eine Furche theilt und nach und nach vom Darmkanale abgestossen als zwei seitlich laufende hohle Fädchen die Geschlechtsorgane im ersten Entwurf darstellt.“

H. Meyer (47) stellte gleichfalls Untersuchungen über die Geschlechtsorgane der Raupen an, doch gelang es ihm nicht, die Entstehung derselben so weit wie

Herold zurückzuverfolgen. Erst an Raupen, welche mehrere Wochen alt waren, konnte er die jüngeren Entwicklungsstadien der Geschlechtsdrüsen sehen und bezweifelt darum mit Unrecht die Zuverlässigkeit der Herold'schen Untersuchungen.

An Herold schliesst sich dann wieder Bessels (9) an, indem auch er wie jener der Ansicht ist, dass sich die Sexualdrüsen bei den Lepidopteren bereits im Ei anlegen. Die jüngsten Entwicklungsstadien beobachtete Bessels an einem schon ziemlich ausgebildeten Embryo von Zeuzera aesculi. Hier bestand die Genitalanlage jederseits aus einer Anzahl durchsichtiger Zellen, welche von einer strukturlosen Membran eingehüllt waren. Ein Ausführungsgang war schon vorhanden und setzte sich nach ihm aus „einer einfachen Kette" von Zellen zusammen.

Darauf studirte Brandt ältere Embryonen, sowie junge Raupen von Pieris brassicae. Da Brandt stets im Gegensatz zu Bessels einen deutlich röhrenförmigen Ausführungsgang sah und weil er ferner noch zu bemerken glaubte, dass die Zellen des Ausführungsganges in die Zellen der an seinem vorderen Ende befindlichen Genitaldrüse unmittelbar übergingen, so zog Brandt daraus den Schluss, dass die Genitaldrüse nur als eine Wucherung des vordersten, erweiterten Theiles des Ausführungsganges zu betrachten sei.

Bei Tinea crinella fand Balbiani (3) ebenfalls die Genitaldrüse sehr frühzeitig angelegt. Schon bei einem sehr jugendlichen Embryo, der nur aus einem Keimstreifen („rudiment ventral") ohne Spuren von weiteren Organen bestand, beobachtete er eine kleine, unpaare ovale Masse, die sich später in zwei Abschnitte zu theilen schien und welche von ihm als Genitalanlage gedeutet wird.

Auch für die Dipteren wurde durch die entwick-

lungsgeschichtlichen Untersuchungen von Weismann (67) die frühzeitige Bildung der Sexualdrüsen bestätigt. Schon aus dem Grunde, dass die Geschlechtsdrüsen bei den Muscidenlarven sich mitten im Fettkörper befinden, schliesst Weismann, dass dieselben bereits im Ei angelegt werden müssen, weil sie mitten im Fettkörper keine Verbindungen mit anderen Theilen besitzen, denen sie ihre Entstehung hätten verdanken können. Dieselbe Ansicht äusserte Weismann auch in seiner Arbeit über die Metamorphose der Corethra (68), wo er pag. 99 sagt: „Von besonderer Wichtigkeit scheint mir die Feststellung der Thatsache, dass auch hier wie bei den Musciden die Geschlechtsdrüsen bereits im Ei angelegt werden. Offenbar hat dieser Satz für alle Insekten Gültigkeit".

Im Jahre 1862 hatte inzwischen Robin (56) an dem einen Pole von Chironomideneiern kleine Körper gefunden, die er „globules polaires" nannte und welche er mit den Richtungskörperchen zu vergleichen geneigt war. Diese Entdeckung ist durch Weismann bestätigt worden. Auch Weismann (66) fand derartige Gebilde am hinteren Eipole von Chironomus und Musca, erkannte, dass es selbstständige Zellen waren, und gab ihnen den Namen „Polzellen". Weismann stellte ferner noch fest, dass die Polzellen nicht den Richtungskörperchen entsprächen, sondern dass sie, nachdem sie sich zuvor durch Theilung vermehrt, wieder mit den Zellen des Embryo in Verbindung träten. Ueber das weitere Schicksal der Polzellen vermochte Weismann nichts anzugeben.

Es gebührt Metschnikoff (44) das Verdienst, zuerst die Bedeutung der Polzellen erkannt zu haben. Der genannte Forscher beobachtete bei Cecidomyienlarven, dass einer der Keimkerne am spitzen Pole des Pseudovums sich mit einer dunklen Dottermasse umgiebt und mit dieser zusammen eine grosse membranlose Zelle darstellt. Nach Weismanns Vorgange bezeichnete Metschni-

koff diese Zelle auch als Polzelle. Er beobachtete ferner, dass die Polzelle sich in 2 und darauf in 4 einzelne Polzellen theilte, welche dann von den wachsenden Blastodermzellen umhüllt werden. Die Gruppe der Polzellen zerfällt nunmehr in zwei Theile, welche von kleineren Embryonalzellen eingeschlossen werden. Mit diesen Embryonalzellen zusammen stellen auf jeder Körperseite die Polzellen die Anlage des Keimstockes der viviparen Cecidomyienlarven dar. Innerhalb eines Keimstockes sollen sich nun die Pseudova und die Nährzellen auf die Polzellen zurückführen lassen. Nach Metschnikoff gehen somit aus den Polzellen die Fortpflanzungszellen hervor. Dieser Ansicht von Metschnikoff schliesst sich gleichzeitig auch Leuckart (42) an.

Metschnikoff fand ferner bei Simulia Polzellen vor, ohne aber ihren Uebergang in die Genitalanlagen zu schildern. Doch giebt er ebenfalls an, dass sich die Geschlechtsanlagen bei diesem Insekt schon im Ei bilden müssen, weil sie bei eben ausgeschlüpften Larven bereits vorhanden sind.

Die interessante Deutung, welche die Polzellen durch Metschnikoff gefunden hatten, wurde dann von O. von Grimm (27) bestätigt. v. Grimm beobachtete bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Puppen einer Chironomusart, dass bei der Entwicklung der abgelegten Eier sich ebenfalls je eine Polzelle bildete. Diese Polzelle soll sich ähnlich, wie es Metschnikoff angegeben hatte in zwei und darauf in vier Polzellen theilen, welche in zwei Gruppen zerfallen. Jede Gruppe von Polzellen umgiebt sich dann mit gewöhnlichen Embryonalzellen und bildet mit diesen zusammen das Material zum Aufbau eines Fortpflanzungsorgans. Auch hier sollen die Keimzellen des letzteren und, wie v. Grimm später (28) noch angiebt, auch die Nährzellen direkt auf die Polzellen sich zurückführen lassen.

Doch wurden nun auch bald Zweifel laut, ob denn den Polzellen wirklich eine so wesentliche Rolle bei der Bildung der Genitalzellen zuzuschreiben sei. So macht Brandt (12) darauf aufmerksam, dass die Polzellen durchaus nicht bei allen Insekten aufgefunden wären, weswegen die ihnen zugeschriebene Wichtigkeit noch sehr fraglich erscheinen müsse. Auch von dem beschriebenen Durchbruch der ursprünglich frei am Eipole gelegenen Polzellen in das Innere des Eies und von dem darauf folgenden Eintritt derselben in die Genitalanlagen erklärt sich Brandt durchaus nicht überzeugt. Brandt ist eher geneigt die Polzellen als gewöhnliche Blastodermzellen zu betrachten, welche ihre bedeutende Grösse und regelmässige rundliche Gestalt nur ihrer exceptionellen freien Lage am Eipole verdanken.

In ähnlicher Weise äusserte sich dann Weismann (69), welcher ebenfalls von einer Betheiligung der Polzellen an der Bildung der Geschlechtsdrüsen sich nicht überzeugen konnte.

Die Richtigkeit der von Metschnikoff und Leuckart zuerst gemachten Angaben wurde erst durch die Untersuchungen von Balbiani (5,6) vollkommen bestätigt. Es gelang Balbiani sich bei Chironomus ganz genau von dem Bildungsmodus der Geschlechtsorgane zu überzeugen. Am Hinterende des Eies von Chironomus bildet sich nach der Beschreibung von Balbiani zunächst eine Vorwölbung der peripheren Plasmaschicht. Während diese Vorwölbung noch an Grösse zunimmt, entsteht unter ihr bereits eine zweite. Beide Vorwölbungen trennen sich vollkommen von der Plasmaschicht ab, sobald sie eine gewisse Grösse erlangt haben und je ein Kern in sie hineingerückt ist. Es sind auf diese Weise zwei Polzellen entstanden, die sich in vier und bald darauf in acht Zellen theilen. Ueber das Durchtreten der Polzellen durch das Blastoderm in das Innere des Dotters

vermag auch Balbiani nichts Genaueres anzugeben. Jedenfalls findet er später die Polzellen innerhalb des Eies liegen, wo sie an der Spitze eines in den Dotter hineinsehenden Vorsprungs vom Blastoderm sich befinden. Wenn sich dann der Embryo weiter entwickelt, gelangen die Polzellen in den Kaudaltheil desselben und nehmen später dort an dem vordersten Abschnitt des Proktodäums ihren Platz ein. Der Haufen der Polzellen theilt sich sodann in zwei Gruppen, von welchen jede sich aber nur aus zwei Polzellen zusammensetzen soll. Diese Erscheinung findet, wie Balbiani vermuthet, dadurch ihre Erklärung, dass je zwei und zwei Polzellen mit einander verschmolzen sein sollen. Nach dem Ausschlüpfen der Larve bildet sich um jede Gruppe der Polzellen eine feine, zellige Umhüllungsmembran. Die beiden Gruppen von Polzellen stellen nunmehr die beiden Genitalanlagen der Larve dar, an welchen sich dann später sexuelle Unterschiede zeigen.

Die Mittheilungen von Balbiani, welche sich mit den früher gemachten Angaben in vielen Punkten decken, stellen es ausser Frage, dass aus den Polzellen wirklich die Genitalanlagen hervorgehen müssen. Dieser Auffassung ist auch Weismann (70) beigetreten, und es hat dieselbe auch in neuester Zeit eine weitere Stütze durch die Untersuchungen von Ritter (55) erhalten. Ritter verfolgte gleichfalls die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Chironomus und schildert die Entstehung der Polzellen ganz ähnlich wie Balbiani. Am hinteren Eipole bilden sich kurz hintereinander zwei Polzellen. Dieselben theilen sich in vier und sodann in acht Zellen. Zu einer weiteren Theilung der Polzellen kommt es nicht, dagegen noch zu einer zweimaligen Theilung ihrer Kerne, sodass später sämmtliche Polzellen vierkernig sind. Die Polzellen drängen sich sodann durch das Blastoderm in das Innere des Eies hinein und werden,

wenn der Keimstreif über den hinteren Pol hinaus nach dem Rücken hinüberwächst, mit nach vorn vorgeschoben. Nach der Bildung des Enddarmes liegen die Polzellen in zwei Gruppen zu den Seiten desselben und gehen später in die Geschlechtsorgane über.

Es wird nunmehr wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Polzellen thatsächlich die Fortpflanzungszellen liefern. Hierbei ist aber hervorzuheben, dass das Vorhandensein von Polzellen bisher nur bei Dipteren beobachtet wurde. Das Auftreten der Sexualanlagen in einer so ausserordentlich frühen Entwicklungsperiode, in welcher noch nicht einmal das Blastoderm gebildet ist, geschweige denn andere Organe schon vorhanden sind, scheint somit auf diese eine Insektengruppe beschränkt zu sein.

Ehe ich auf die Entstehung der Sexualorgane bei anderen Insektenformen eingehe, will ich zunächst noch zwei Arbeiten erwähnen, welche ebenfalls die Bildung der Geschlechtsorgane bei Chironomus behandeln.

Auf Grund seiner Untersuchungen von Chironomus glaubte Jaworowski (37) schliessen zu können, dass sich die Geschlechtsdrüsen der Insekten aus einer Embryonalzelle entwickeln, in deren Innern zahlreiche Tochterzellen entstehen. Die Tochterzellen sollen dann zu Mutterzellen werden, die ihrerseits wieder in neue Tochterzellen zerfallen. Auf diese Weise gelingt es schliesslich Jaworowski, sich in etwas complicirter Weise die Endkammern, Endfäden u. s. w. zu construiren.

Zu einem nicht minder seltsamen Resultate gelangte Schneider (54), welcher an Chironomus entdeckte, dass die Geschlechtsorgane von einer Muskelfaser herstammen.

Ueber die den Dipteren nahe stehenden Aphanipteren sind ausreichende Untersuchungen noch nicht angestellt worden. In einer kurzen Mittheilung über die Entwicklung von Pulex felis erwähnt Balbiani (4), dass er

nach Bildung der Embryonalhäute die Sexualanlagen schon als zwei kleine, hinten an der Innenseite des Abdomens gelegene Zellenhaufen auffinden konnte.

In Bezug auf die frühzeitige Entstehung der Sexualorgane scheinen den Dipteren manche Hemipteren am nächsten zu stehen. Hierauf deuten eine Anzahl von Beobachtungen hin, welche ziemlich übereinstimmend von verschiedenen Forschern über die Entstehung der Sexualorgane bei den Aphiden gemacht worden sind. Die ersten Angaben über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen bei viviparen Aphiden verdanken wir Huxley (36). Derselbe fand bei jugendlichen Embryonen an jeder Seite des Darmkanals eine Masse grosser durchsichtiger Zellen, die sich in 5 ovale Lappen theilte und mit einer Membran umgab. Die erwähnte Zellenmasse war die Anlage des Pseudovariums.

Metschnikoff (44) giebt für die viviparen Aphiden an, dass sich sehr frühzeitig vom oberen Abschnitt des Keimhügels ein Theil abtrennen soll, der die Genitalanlage darstellt. Dieser Theil wird von ihm als Genitalhügel bezeichnet und erlangt später, wenn er sich vom Keimhügel vollkommen abgeschnürt hat, die Form eines unpaaren, ovalen Zellenkörpers. Nachdem der letztere durch Zelltheilung an Umfang bedeutend zugenommen hat, gewinnt er eine hufeisenförmige Gestalt. Innerhalb dieses Organs gruppiren sich nun die Zellen in 10 rundliche Haufen, welche zusammen dem ganzen Gebilde ein rosettenförmiges Aussehen geben. Darauf tritt dann ein Zerfall des hufeisenförmigen Organs in zwei Hälften ein, von denen eine jede eine Genitalanlage darstellt, welche in den 5 Zellenhaufen schon die Anlage der 5 Endkammern besitzt.

Fast zu derselben Zeit kam Balbiani (2) zu ähnlichen Resultaten. Er beobachtete ebenfalls bei der Entwicklung der viviparen Aphiden, dass kurz nach der Blasto-

dermbildung am hinteren Ende des Eies eine Zelle auftrat, die frei im Innern des Blastoderms sich befand. Durch einen Knospungsvorgang soll sich nun nach Balbiani diese Zelle mit zahlreichen kleinen Zellen an ihrer Oberfläche bedecken. Die so entstandene Zellenmasse theilt sich dann später in 2 symmetrische Gruppen, die im hinteren Theile des Körpers liegen. Jede Gruppe setzt sich aus einer kleinen Anzahl von Zellenhaufen zusammen, welche den Endkammern des späteren weiblichen Organs entsprechen. Die Entwicklung desselben Organs bei den oviparen Individuen soll nach Balbiani (2) in ganz analoger Weise vor sich gehen.

Auch bei der Entwicklung der viviparen Aphiden aus dem Winterei hat Balbiani (3) die Entstehung der Geschlechtsdrüsen verfolgt. Als frühestes Entwicklungsstadium fand er hier eine einfache Zellenmasse von ovaler Gestalt vor, welche in transversaler Richtung verbreitert war und in der Medianlinie des Körpers an der Innenfläche des Abdomens sich befand. Die unpaare mediane Masse schnürt sich später in der Mitte ein und zerfällt darauf in zwei Hälften. Bevor aber die Trennung der beiden Hälften vollständig eingetreten ist, theilt sich eine jede derselben schon in einzelne Unterabtheilungen, die die späteren Endkammern repräsentiren.

Ganz ähnliche Angaben wie Metschnikoff und Balbiani macht auch Witlaczil (75), welcher ebenfalls bei der Entwicklung der viviparen Aphidenweibchen die Entstehung der Genitalorgane beobachtete. Auch er sah am hinteren Eipole an der Innenseite des Blastodermes sich eine Zelle loslösen, die sehr schnell an Grösse zunahm und durch Theilungen einen Haufen von ziemlich grossen Zellen entstehen liess. Der so gebildete Zellenhaufen stellt die unpaare Genitalanlage dar. Gerade wie dies Balbiani beschrieben hat, dehnt sich dann die Genitalanlage in transversaler Richtung aus, schnürt

sich in der Mitte biscuitförmig ein und besteht nunmehr aus zwei anfänglich noch in Zusammenhang bleibenden Lappen. Ehe die vollständige Durchschnürung eintritt, bilden sich an jedem der beiden Lappen Einkerbungen, die sich schnell vertiefen und dann, wenn die Genitalanlage in zwei seitliche Hälften zerfallen ist, die einzelnen Endkammeranlagen von einander scheiden.

Nach den übereinstimmenden Resultaten von Balbiani und Witlaczil scheint demnach bei den Aphiden der Ursprung der Genitalanlage auf eine einzige unpaare Zelle zurückzuführen zu sein, welche am hinteren Eipole von der Blastodermschicht sich loslöst.

Sehr widersprechend lauten dagegen die Angaben, welche über die Entstehung der Sexualorgane bei den Hymenopteren gemacht worden sind. Nach Ganin (23) kommen beide Geschlechtsdrüsen bei Platygaster bereits zum Vorschein, wenn die erste Larvenform in die zweite übergeht. Sie sollen sich als paarige, von einander unabhängige Theile aus dem verdickten Ende des Keimstreifens in der Nähe des Enddarms entwickeln und aus den gewöhnlichen Embryonalzellen bestehen. Zwischen beiden Geschlechtsanlagen entsteht dann noch ein drittes unpaares Gebilde, welches Ganin als Geschlechtshügel bezeichnet. Mit diesem Genitalhügel, der mit der Aussenwelt in Verbindung tritt, dann aber zurückgebildet werden soll, stehen die Genitalanlagen in Verbindung. Später sondern sich aber dieselben ab, indem sie sich in zwei Abschnitte differenciren, von welchen der eine langausgezogene dem Ausführungsgange entspricht, der andere die Geschlechtsdrüse selbst darstellt. Bei Polynema treten nach Ganin die Genitaldrüsen in der Höhle des letzten Segments auf und sind aus verhältnissmässig grossen Embryonalzellen zusammengesetzt. Ganin bezweifelt nicht, dass die Genitaldrüse aus der noch nicht differencirten zelligen Masse des sog. Schwanzanhanges

hervorgehen solle, die mit dem Keimstreifen selbst in unmittelbarem Zusammenhange steht.

Ayers (1) lässt bei den Cyclopslarven von Teleas die Geschlechtsorgane von einem Nervenstrange aus entstehen, der vom Subösophagealganglion ausgeht und am Ende des Mitteldarms zu einer aufwärts gekrümmten Masse sich verbreitert. Aus dieser Masse soll das letzte Abdominalganglion angelegt werden, nachdem vorher sich an dieser Stelle 2—6 Genitalzellen losgelöst haben. Dieselben sind in eine Protoplasmamasse eingebettet und sollen durch endogene Zellenbildung sich weiter vermehren.

Dohrn (21) fand bei jungen Larven von Ameisen als Anlage der Ovarien einen breiten, birnförmigen Körper, dessen breite Fläche in 8 fingerförmige Fortsätze ausgezogen war. Bei einem anderen Exemplar bemerkte Dohrn, dass dieser Körper zwischen den Malpighi'schen Gefässen dem Hinterdarm aufsass, und schliesst daraus, dass die Fortpflanzungsdrüsen vom letzteren aus entstanden sein dürften.

Bei einem ziemlich weit entwickelten Bienenembryo wurde von Bütschli (13) eine längliche, nicht weit von den Rückenrändern sich befindende Zellenmasse als Genitalanlage gedeutet. Eine Anlage des Ausführungsganges konnte er an dieser Zellenmasse aber nicht auffinden. Auch die erste Entstehung der Sexualdrüsen hat Bütschli nicht verfolgt. An anderer Stelle erwähnt er jedoch noch, dass am Keimstreif der Biene zwei Zellenschichten zu unterscheiden seien, und dass von der inneren dieser beiden Schichten (Entomesodermschicht) die Genitalien sich herleiten müssen.

Nach Brandt (12) soll Uljanin (62) ähnliche Angaben machen. Derselbe traf als weibliche Genitalanlage bei Apis zwei nierenförmige Körper an, die zu den Seiten des Rückengefässes lagen und in Verbindung mit einem Ausführungsgange standen.

Einige Mittheilungen über das erste Auftreten der Geschlechtsorgane bei der Biene verdanken wir Grassi (26). Nach ihm sind die Geschlechtsdrüsen mesodermalen Ursprungs; sie entstehen dicht an der Grenze einer superficiellen (foglietto superficiale) und einer unteren Mesodermschicht (foglietto profondo) und befinden sich den Zellensträngen dicht angelagert, aus welchen das Rückengefäss hervorgeht. Während der ganzen Embryonalzeit stellen sie dann zwei solide Zellenstränge dar, die, ohne mit einander im Zusammenhang zu stehen, vom 4. bis zum 8. Abdominalsegment sich erstrecken.

Auch nach einer kürzlich erschienenen Arbeit von Carrière (15) gehen bei der Mauerbiene (Chalicodoma muraria) die Geschlechtsorgane aus der mesodermalen Mittelplatte hervor. Die Anlagen der Geschlechtsdrüsen sind ungefähr von der Zeit an, in welcher das erste Paar von Malpighi'schen Gefässen auftritt, deutlich erkennbar und befinden sich median von der dorsalen Wand der Ursegmenthöhle im 5. und 6. Abdominalsegment.

Unsere Kenntniss von der Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Insekten wurde wesentlich durch die Untersuchungen von Nusbaum und Palmén erweitert. Beide beschäftigten sich ausschliesslich mit den Ausführungsgängen der Sexualdrüsen, und ihre Untersuchungen über diesen Gegenstand sind um so werthvoller, als sie, obwohl von verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend, dennoch beide zu denselben Ergebnissen geführt haben.

Nusbaum (50) studirte die Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge bei Pediculinen und kam zu dem Resultat, dass aus den Strängen, in welche die Sexualanlagen an ihrem hinteren Ende übergehen, nur die Vasa deferentia oder die Ovidukte hervorgingen. Alle anderen Theile des Ausführungsapparates, wie beim Weibchen Uterus und Vagina, beim Männchen Ductus

ejaculatorius und Penis, sowie die Anhangsdrüsen bei beiden Geschlechtern, entwickeln sich aus dem ektodermalen Hautepithel. Diese Theile sollen sich nach ihm als paarige Ektodermverdickungen am Hinterende des Körpers anlegen, erst später unpaar werden und sich mit den Samenleitern oder Ovidukten vereinigen. Ganz ähnliche Verhältnisse traf er auch beim Männchen von Periplaneta orientalis an, wo er gleichfalls die Entwicklung der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen verfolgte.

Hatte Nusbaum dieses interessante Verhalten aufgefunden, indem er die Entwicklungsgeschichte der genannten Theile studirte, so gelang es gleichzeitig Palmén (51, 52) zu ganz übereinstimmenden Resultaten zu kommen, indem er vergleichend anatomisch die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen bei Insekten untersuchte. Palmén wies bei einer Anzahl von Orthopteren an den Ausführungsgängen zwei heterogene Abschnitte nach. Er unterschied paarige innere Abschnitte, Vasa deferentia resp. Ovidukte, welche mit den Sexualdrüsen selbst in inniger Verbindung stehen, und äussere Abschnitte, welche ein Derivat der Körperhaut sind und sich sekundär erst mit den innern Abschnitten verbunden haben. Die äusseren Abschnitte der Sexualorgane können nach Palmén bei manchen Insekten eine gewisse Paarigkeit zeitlebens zeigen, oder es kann auch aus ihnen auf verschiedene Weise ein unpaarer Abschnitt hervorgehen.

Auch von späteren Beobachtern ist es vollkommen bestätigt worden, dass die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen bei den Insekten aus zwei morphologisch ungleichwertigen Abschnitten bestehen, die erst sekundär sich mit einander vereinigen. Hiernach finden auch vielleicht die so verschiedenartig lautenden Angaben, welche in früherer Zeit über die Entstehung der Sexualdrüsen gemacht wurden, noch zum Theil eine Erklärung. Es ist bereits von Witlaczil (75) darauf aufmerksam

gemacht worden, dass sehr wahrscheinlich Suckow, Ganin u. a. nur die Entstehung des ektodermalen Antheiles des Geschlechtsapparates gesehen und beschrieben haben dürften.

Ueber die Entstehung der Sexualdrüsen bei den Coleopteren liegen nur wenige Beobachtungen aus neuerer Zeit vor.

Nach Voeltzkow (63) entstehen die Geschlechtsorgane bei Melolontha vulgaris schon frühzeitig. Sie werden vom Mesoderm aus gebildet und liegen als zwei birnförmige Körper am Hinterende des Eies. Die beiden Genitalanlagen werden von einer starken ringförmigen Zellenmasse umgeben und befinden sich stets am Schlusse der letzten Segmenthöhle, welcher sie angelagert sind. Später rücken sie etwas nach dem Rücken hinauf und liegen dann zu den Seiten des Herzrohres.

Heider (32) hat in dem ersten Theil seiner Monographie über die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus gleichfalls schon die Anlage der Sexualdrüsen berücksichtigt. Nach seinen Angaben entwickelt sich im Abdominaltheil des Körpers, und zwar vom 4. Segmente an, immer an einer bestimmten Stelle der Ursegmentwand eine Zellwucherung, welche die erste Anlage der Genitalorgane darstellt. Die erwähnte Zellwucherung findet sich stets in der der medialen Seite des Keimstreifs zugewendeten Ursegmentwand, und zwar zwischen einem Theil des Ursegmentes, von welchem aus das dorsale Fettkörperband sich entwickelte, und zwischen einem anderen Theil des Ursegmentes, welcher das Darmfaserblatt geliefert hat.

In seiner Arbeit über die Entwicklung von Blatta germanica und Doryphora decemlineata macht dann Wheeler (71) einige Mittheilungen über die Entstehung der Sexualorgane, welche sich ausschliesslich auf das letztgenannte Insekt beziehen. Nach Wheeler entstehen

die Sexualorgane als zwei paarige, längliche Verdickungen der splanchnischen Mesodermschicht, welche auf jeder Körperseite in die Leibeshöhle hinein vorspringen. In späterer Zeit sollen die Genitalorgane eine rundliche Gestalt annehmen und dann auch mit einem feinen Ausführungsgange in Verbindung stehen, über dessen Ursprung Wheeler jedoch keine Untersuchungen angestellt hat.

Die Angaben, welche bisher über die Bildung der Sexualdrüsen bei Käfern gemacht sind, lauten somit ganz übereinstimmend dahin, dass das Mesoderm die Genitalanlagen entstehen lässt. Die verschiedenen Beobachter deuten ferner noch übereinstimmend auf die Beziehung der Genitalanlagen zu den Ursegmenten hin. Am deutlichsten ist dies von Heider und Wheeler ausgesprochen worden, indem sie erwähnen, dass die Genitalanlagen in der Wand der Ursegmente selbst, und zwar in Form von Verdickungen derselben, ihren Ursprung nehmen.

In Bezug auf die Orthopteren verdanken wir Ayers (1) die ersten Mittheilungen über die Entstehung der Sexualdrüsen. Ayers hat bei Oecanthus niveus die Anlagen der Fortpflanzungsorgane zu einer Zeit auftreten sehen, in welcher sich der Rücken des Embryo zu bilden begann. Die Genitalanlagen stellten zunächst zwei unregelmässige Gruppen von amöboiden Zellen dar, welche der splanchnischen Mesodermschicht angehörten und zu beiden Seiten des Rückengefässes sich befanden. Diese beiden Zellenmassen nehmen bald eine ovale, dann eine cylindrische und schliesslich eine birnförmige Gestalt an. Das vordere Ende jeder Ovarialanlage zieht sich hierauf in einen feinen Fortsatz aus, der sich weiter vorn an die Mesodermzellen ansetzt, welche das Herz umgeben.

Für Periplaneta orientalis sind von Nusbaum (48) einige kurze Angaben veröffentlicht worden. Die Genitaldrüsen stammen nach ihm vom Mesoblast ab. Bei beiden Geschlechtern bilden die Genitalanlagen länglich-

ovale Körper, welche nach hinten in einen langen fadenförmigen Fortsatz übergehen und in der Leibeshöhle zu den Seiten des Abdomens sich befinden. Ziemlich frühzeitig soll dann jede Genitalanlage in einzelne Unterabtheilungen zerfallen, die aber miteinander communiciren. Aus dem hinteren, fadenförmigen Fortsatz geht die Epithelschicht des Oviduktes resp. des Vas deferens hervor.

Nach einer Zeichnung von Graber (25 Taf. X. Fig. 128) stellen sich die Genitalanlagen von Stenobothrus variabilis als spindelförmige Anschwellungen dar, die sich innerhalb des Darmfaserblattes (df.) befinden.

Während man nach den genannten Autoren das Mesoderm als Ursprungsstätte der Sexualdrüsen zu betrachten hat, ist neuerdings eine ganz andere und abweichende Ansicht über die Entstehung der Geschlechtszellen bei Phyllodromia germanica veröffentlicht worden. Es hat Cholodkovsky (18) in einer kurzen Mittheilung angegeben, dass der Fettkörper und die Geschlechtszellen bei Phyllodromia aus Dotterzellen entstünden, welche in gewissen Entwicklungsstadien in die Leibeshöhle einwandern.

Es ist klar, dass diese Auffassung von der Herkunft der Genitalzellen sich nicht mit dem vereinigen lässt, was ich früher von der Bildung der Genitalzellen bei Phyllodromia gesagt habe.

Die Auffassung von Cholodkovsky muss ich jedoch für eine irrthümliche erklären. Ich erwähnte oben, dass die Genitalzellen, welche in der Mesodermschicht durch Umwandlung einzelner Zellen derselben entstanden sind, nicht in der Mesodermschicht verbleiben, sondern, um genügenden Platz für eine weitergehende Grössenzunahme zu gewinnen, über das Niveau der Mesodermschicht hinaustreten. Vor der Ausbildung der Cölomsäckchen müssen nun derartige Genitalzellen, da eine Leibeshöhle

noch nicht vorhanden ist, sich nach dem Dotter hin bewegen. Sie drücken sich gewissermassen in die weiche Dottermasse hinein und liegen dann je in einer kleinen, ihrem Umfange genau entsprechenden Vertiefung derselben eingebettet, wobei sie aber natürlich die Berührung mit der Mesodermschicht nicht verlieren. Diese Berührung wird jedoch leicht zerstört, wenn, wie es nicht selten geschieht, der Keimstreif sich bei der Präparation etwas von der Dottermasse abhebt. In diesem Falle bleibt die Genitalzelle häufig in der Vertiefung an der Oberfläche des Dotters sitzen. Hier kann es in der That dann den Eindruck machen, als hätte man eine Genitalzelle vor sich, die der Dottermasse allein angehörte, die aber mit dem Keimstreif selbst in keiner Beziehung stünde. Es ist wohl zweifellos, dass Cholodkovsky derartige Zellen gesehen hat. Er hat sie für Dotterzellen gehalten und beobachtet, dass diese Zellen später mit dem Keimstreif in Verbindung traten und die Geschlechtsanlagen des jungen Embryo bilden. Cholodkovsky ist zu seiner Auffassung vielleicht um so eher gelangt, als die wirklichen Dotterzellen in diesem Entwicklungsstadium fast sämmtlich in der unmittelbaren Nähe des Keimstreifs angehäuft sind. Doch kann auch diese Erscheinung nicht als eine Stütze für seine Theorie in Anspruch genommen werden, denn es ist sehr erklärlich, dass die Dotterzellen sich dicht am Keimstreifen befinden müssen, weil dieser bei der lebhaften Entwicklung, in welcher er sich zu jener Zeit befindet, einer ausserordentlich reichen Zufuhr von Nährmaterial bedarf. Dasselbe ist in der Dottermasse enthalten und wird dem Keimstreifen durch die Thätigkeit der Dotterzellen zugänglich gemacht.

Eine Verwechselung der Genitalzellen mit den Dotterzellen dürfte um so entschuldbarer sein, als in dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium die Dotterzellen noch klein und wenig ausgebildet sind. Genitalzellen

und Dotterzellen sehen sich daher ähnlich und stehen sich auch in Bezug auf ihre Grösse sehr nahe.

Bei genauerer Beobachtung zeigt es sich jedoch schon, dass die Dotterzellen einen etwas grösseren Umfang besitzen als die Genitalzellen. Sowohl der Kern als auch der Zellleib selbst ist bei den Genitalzellen kleiner als bei den Dotterzellen. Besonders sind es aber Eigenthümlichkeiten in der Structur, an welchen sich — bei gut gelungener Conservirung — die Genitalzellen und Dotterzellen leicht unterscheiden lassen. Bei den Genitalzellen färbt sich bei Anwendung von Boraxcarmin das Zellplasma nur sehr schwach und bleibt beinahe farblos, während bei den Dotterzellen der Zellleib ziemlich viel Farbe annimmt und dann deutlich rosa gefärbt erscheint. Auch der Kern ist bei den Genitalzellen hell und sein Chromatingerüst verhältnissmässig fein. Aus diesem Grunde tritt dann auch an den Kernen der Genitalzellen der sehr stark gefärbte Nucleolus sehr deutlich hervor. Anders verhält es sich bei den Kernen der Dotterzellen. Diese sind ausgezeichnet durch ein sehr stark ausgeprägtes Chromatingerüst, welches in einer regelmässigen Anordnung den ganzen Kern gleichmässig erfüllt. Die dicken Chromatinelemente, welche bei den Dotterzellen den Kern durchsetzen, verdecken einmal das oder die Kernkörperchen desselben und geben andererseits dem ganzen Kern ein dunkleres Aussehen im Gegensatz zu den hellen Kernen der Genitalzellen.

Von der Existenz sicherer Uebergangsformen, welche von den Dotterzellen zu den Genitalzellen hinüberführen, habe ich mich niemals überzeugen können. Dagegen konnte ich solche zwischen den Mesodermzellen und den Genitalzellen mit aller Sicherheit nachweisen. Gerade dieser letzte Umstand berechtigt mich, im Gegensatz zu Cholodkovsky, meine oben dargelegte Auffassung von der Entstehung der Genitalzellen aufrecht zu erhalten.

Ich leite demnach bei Phyllodromia die Genitalzellen von Mesodermzellen ab. Eine Umbildung in Genitalzellen findet, wie wir gesehen haben, während einer verhältnissmässig langen Dauer der Entwicklung statt. Die ersten Genitalzellen entstehen bereits in einer Zeit, in welcher die ersten Anzeichen der Segmentirung in Form von schwach ausgeprägten Krümmungen des Keimstreifs äusserlich hervortreten. Einige Zellen der noch unsegmentirten, dem Ektoderm anliegenden, Mesodermschicht bilden sich im hinteren Theile des Keimstreifs in Genitalzellen um. Durch Umwandlung immer neuer Mesodermzellen in Genitalzellen wächst die Zahl der letzteren allmählich an, bis die Segmentirung äusserlich ganz deutlich ausgeprägt ist, und nun auch die Mesodermschicht in segmentale Abschnitte, in die einzelnen Ursegmente zerfällt. Bereits etwas vorher konnte man schon wahrnehmen, dass die fertig gebildeten Genitalzellen vorwiegend eine intersegmentale Anordnung besassen und also auch intersegmental zwischen zwei Segmenten entstanden sein mussten. Sobald im Abdominaltheil des Körpers die Ursegmente sich gebildet haben, kommt es zu einer sehr beträchtlichen Vermehrung der Zahl der Genitalzellen. Die nun gebildeten Genitalzellen entstehen auch aus gewöhnlichen Mesodermzellen, und zwar ebenfalls intersegmental, indem sie in den Dissepimenten der Ursegmente ihren Ursprung nehmen. Die Mesodermzellen, welche sich jetzt, nach Bildung der Cölomsäckchen in Genitalzellen umgestalten, müssen nunmehr als Epithelzellen der Leibeshöhle bezeichnet werden, da sie die peritoneale Auskleidung derselben bilden. Ein principieller Unterschied zwischen den Epithelzellen der Leibeshöhle und den Mesodermzellen, welche noch in einer einfachen Zellschicht dem Ektoderm anliegen, besteht natürlich nicht im geringsten, weil ja die letzteren unmittelbar in die ersteren übergehen. Bei

der Bildung der Cölomsäcke hat sich die einfache Mesodermschicht in die einzelnen Ursegmente umgebildet, und die Zellen dieser Mesodermschicht werden damit zu Epithelzellen der Leibeshöhle. *Wir sehen somit bei Phyllodromia, dass ein Theil der Genitalzellen aus den Epithelzellen der Leibeshöhle hervorgeht, ein anderer Theil der Genitalzellen geht ebenfalls aus den entsprechenden Zellen hervor, aber schon in einer früheren Zeit, in welcher noch keine Leibeshöhle vorhanden ist und in welcher wir die Epithelzellen der Leibeshöhle noch als gewöhnliche Mesodermzellen bezeichnen müssen.*

Die bisher über die Entstehung der Insektengenitalien gewonnenen Ergebnisse lassen einen Vergleich mit einigen anderen niederen Thierformen von besonderem Interesse erscheinen. Ich will hier nur die Protracheaten und die Anneliden berücksichtigen, weil nach unserer heutigen Auffassung diese beiden Thiergruppen den mutmasslichen Vorfahren der Insekten sehr nahe stehen dürften.

Ueber die Entstehung der Genitalorgane bei Peripatus capensis liegen Angaben von Sedgwick (58) vor. Derselbe fand als erste Anlage der Fortpflanzungsdrüsen grosse runde Kerne, die im Entoderm auftraten und sodann von dort in die splanchnische Mesodermschicht einwanderten. In derselben bekommen diese Kerne später eine protoplasmatische Umhüllung, und es legen sich ihnen daselbst andere Kerne an, die der splanchnischen Mesodermschicht angehören und später zu den Kernen der Follikelzellen werden. Die Einwanderung der Genitalkerne findet nur in den dorsalen Theilen der Ursegmente statt, und zwar nur innerhalb des 16. bis 20. Körpersegmentes. Die dorsalen Theile der betreffenden Ursegmente, welche in ihrer Wand die Sexualzellen enthalten, bilden sich direkt in die Genitaldrüsen um, indem das Cölomsäckchen dieser Theile unmittelbar zur Genitalhöhle wird. Aus den beiden Cölomsäckchen des

21. Körpersegmentes gehen die Ausführungsgänge hervor. Die Genitaldrüsen rücken später nach dem Dorsaltheil des Körpers hinauf, bis sie sich in der Medianlinie unterhalb des Herzens berühren.

Ob das erste Auftreten der Genitaldrüsen bei Peripatus wirklich im Entoderm zu suchen ist, dürfte wohl noch erst durch spätere Untersuchungen bestätigt werden müssen. Das Einwandern der grossen runden Kerne in die splanchnische Mesodermschicht der dorsalen Ursegmentalabschnitte erinnert dagegen sehr an den ähnlichen Vorgang bei Phyllodromia, wo auch die Genitalzellen in eine bestimmte Wand des dorsalen Ursegmentantheiles hineinwandern.

Auch die Bildung des Follikelepithels der Genitaldrüsen bei Peripatus entspricht nach den Angaben von Sedgwick den Verhältnissen, welche wir bei Phyllodromia gefunden haben. Sedgwick schildert die Entstehung des Epithels in folgender Weise (58 pag. 390): „The follicular nuclei are the nuclei of the splanchnic mesoderm, which closely apply themselves to the germinal nuclei as soon, as the latter emerge from the endoderm.“ Auch bei Phyllodromia müssen die Epithelzellen der Geschlechtsanlagen auf Zellen der Ursegmentwände zurückgeführt werden. Nachdem die Genitalzellen bei Phyllodromia in die dorsalen Ursegmentwände eingewandert sind, schliessen sich Zellen dieser Wände den Genitalzellen dicht an und bleiben von nun an mit ihnen in dauerndem Zusammenhang, um später das Follikelepithel der Eiröhren zu liefern.

Eine wesentliche Uebereinstimmung in dem Verhalten der Genitaldrüsen bei Peripatus und dem der Genitalanlagen bei Phyllodromia zeigt sich ferner noch in dem Hinaufrücken dieser Organe nach dem Dorsaltheile des Körpers. Gerade wie bei Phyllodromia und zahlreichen anderen Insekten behalten auch schon bei Peripatus die

Genitaldrüsen ihre ursprüngliche Lage nicht bei, sondern gelangen an die Rückenseite des Körpers hin, wo sie erst ihren definitiven Platz einnehmen.

Sehr bedeutend ist dagegen ein anderer Unterschied, der sich in der Beziehung des Cöloms zur Geschlechtsdrüse äussert, und auf welchen schon Heider (32 pag. 75) mit Recht aufmerksam gemacht hat. Denn während bei den Protracheaten ein Abschnitt der echten Leibeshöhle direkt zur Genitalhöhle wird, hat bei den Insekten der Ueberrest des Cöloms seine frühere Bedeutung für die Genitaldrüsen vollständig verloren und dient nicht mehr zur Aufnahme der Geschlechtsprodukte. Die Höhlung der Geschlechtsdrüsen entsteht vielmehr bei den Insekten auf eine andere Weise, und zwar, wie es scheint, wohl überall, durch Auseinanderweichen der Zellen innerhalb einer ursprünglich völlig soliden Genitalanlage.

Die Geschlechtszellen der Anneliden entstehen, wie wohl allgemein bekannt sein dürfte, innerhalb der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle, indem die Genitaldrüsen nur einfache Wucherungen der die Leibeshöhle auskleidenden Epithelschicht sind. Ich will hier nur auf die Untersuchungen von Bergh und E. Meyer Bezug nehmen.

Bergh (8) macht über die Entstehung der Genitaldrüsen bei Lumbricus Angaben. Die Geschlechtsdrüsen des Regenwurms bilden sich nach ihm an den Septen, und zwar entstehen sie als Wucherungen des Peritoneums. Die Zellen des Peritonealepithels differenziren sich sowohl bei den Hoden wie bei den Ovarien in eine periphere und in eine centrale Schicht. Die peripherische Schicht besteht aus dünnen Zellen mit abgeplatteten Kernen, während die centrale Masse sich aus grösseren Zellen zusammensetzt. Diese grösseren Zellen stellen die Urkeimzellen dar und liefern später die Geschlechts-

produkte. Die Genitalzellen sind somit nur modificirte Epithelzellen der Leibeshöhle.

Ganz übereinstimmend damit schildert auch E. Meyer (45) die Bildung der Genitaldrüsen bei den Polychäten. Hier entstehen die Geschlechtsdrüsen entweder von der peritonealen Umhüllung der Blutgefässe aus, wie z. B. bei Amphitrite rubra, oder sie entwickeln sich wie z. B. bei den Cirratuliden an den Dissepimentlamellen. Auch bei den Polychäten stellen die Genitaldrüsen einfache Wucherungen der die Leibeshöhle auskleidenden Epithelschicht dar. Die reifen Geschlechtszellen gelangen in die Leibeshöhle hinein und sind auch hier nur als modificirte Epithelzellen derselben anzusehen. *Wenn man die Bildung der Geschlechtszellen bei den Anneliden mit der Entstehung der Genitalzellen bei Phyllodromia vergleicht, so zeigt es sich, dass in beiden Fällen die Bildungsweise der Fortpflanzungszellen eine ganz ähnliche und sich entsprechende ist.* Die Geschlechtszellen der Anneliden sind von dem Peritonealepithel der Leibeshöhle herzuleiten. Einzelne Zellen dieser Epithelschicht wandeln sich an bestimmten Stellen direkt in die Geschlechtszellen um. Derselbe Vorgang findet nun auch bei Phyllodromia statt. Hier besteht die Wandung eines jeden Ursegmentes aus einer Epithelschicht, welche einen Abschnitt der Leibeshöhle umschliesst, und auch hier gehen aus den Zellen dieser Epithelschicht an bestimmten Punkten die Genitalzellen hervor. Gerade wie bei den Anneliden sind somit auch bei Phyllodromia die Geschlechtszellen als modificirte Epithelzellen der Leibeshöhle zu betrachten. Dass bei Phyllodromia sich ein Theil der Genitalzellen schon zu einem Zeitpunkt bildet, in welchem noch gar keine Leibeshöhle vorhanden ist, darf natürlich nicht als Einwand gelten. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass die Mesodermschicht, von welcher vor der Ausbildung der Cölomsäcke die

Genitalzellen herstammen, später sich in einzelne Ursegmente gliedert und dass somit diese Mesodermschicht dem Leibeshöhlenepithel vollkommen entspricht.

Eine weitere Uebereinstimmung zwischen Phyllodromia und den Anneliden zeigt sich ferner noch in der Vertheilung der Geschlechtszellen. Bei einer grossen Zahl von Anneliden bilden sich die Geschlechtsdrüsen in einem verhältnissmässig langen Abschnitt des Körpers, wobei sie Segment für Segment immer an einer bestimmten Stelle der Leibeshöhlenwand auftreten. Dasselbe Verhalten weisen auch die Genitalzellen von Phyllodromia auf. Auch sie entstehen in einem verhältnissmässig langen Abschnitt des Abdominaltheiles und lassen bei ihrem ersten Auftreten eine deutliche segmentale Anordnung erkennen. In grösserer Zahl kommen die Genitalzellen bei Phyllodromia allerdings nur in dem Raum vom zweiten bis zum siebenten Abdominalsegmente zur Ausbildung. Aber auch in dem weiter nach hinten folgenden Abdominalsegmenten trifft man noch vereinzelt Genitalzellen an, über deren Verbleib ich jedoch nicht klar werden konnte. Wahrscheinlich dürfte wohl das Vorhandensein dieser Genitalzellen darauf hindeuten, dass ursprünglich die Sexualzellen auch in den hinteren Segmenten des Abdomens noch in derselben typischen Weise auftraten, wie dies jetzt noch weiter vorn der Fall ist. Erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wird wohl die Ausbildung der Genitalzellen in grösserer Zahl allein auf 6 Abdominalsegmente beschränkt worden sein. Es scheint sogar, dass in dieser Beziehung eine noch weiter gehende Beschränkung stattfinden soll, denn man beobachtet, dass im siebenten Abdominalsegmente weit weniger Genitalzellen zur Ausbildung kommen, als in den vorhergehenden fünf Segmenten.

In den betreffenden Segmenten kommen die Genital-

zellen nur an den Dissepimenten zur Entwicklung, resp. entstehen sie vor dem Vorhandensein von Cölomsäckchen nur an den intersegmentalen den Dissepimenten entsprechenden Abschnitten der Mesodermschicht. Diese regelmässige Anordnung der Geschlechtszellen bei Phyllodromia dokumentirt vorübergehend eine ursprüngliche segmentale Wiederholung der Sexualzellen, wie sie bei den Anneliden zeitlebens noch erhalten bleibt. Sogar die Stelle, an welcher sich aus dem Leibeshöhlenepithel die Geschlechtszellen von Phyllodromia entwickeln, ist noch dieselbe wie bei einer grossen Zahl von Anneliden. Gerade an den Dissepimenten bilden sich die Geschlechtsdrüsen der Anneliden sehr häufig und auch bei Phyllodromia sehen wir, dass die Dissepimente die Ursprungsstätte für die Genitalzellen sind. Vielleicht lässt sich dieser Vergleich auch noch weiter fortführen, denn es erinnert bei Phyllodromia das Hineinwandern der Genitalzellen in die Leibeshöhle ausserordentlich an einen ähnlichen Vorgang bei Peripatus und bei den Anneliden. Auch bei diesen gelangen die reifen Geschlechtszellen in die Leibeshöhle, um von dort nach aussen geführt zu werden. Bei Phyllodromia ist der Aufenthalt der Genitalzellen in der Leibeshöhle allerdings nur ein vorübergehender. Die Genitalzellen gelangen hier wieder in eine Ursegmentwand hinein, werden von Zellen derselben umhüllt und erreichen erst, nachdem sie in die Genitalanlagen eingeschlossen sind, ihre völlige Ausbildung.

Das Entstehen der Geschlechtsdrüsen bei Phyllodromia erinnert ohne Zweifel in vielen Beziehungen an die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei einigen niederen Thierarten, von denen wir auch höchstwahrscheinlich die Insekten herzuleiten haben. Die Herkunft der Genitalzellen aus den Epithelzellen der Leibeshöhle, das Auftreten der Genitalzellen in einer ganzen Reihe von Körper-

segmenten, die regelmässige, Segment für Segment sich wiederholende Bildung der Genitalzellen in den Dissepimenten und das, wenn auch nur vorübergehende Verweilen der Genitalzellen in der Leibeshöhle, dies alles sind Eigenthümlichkeiten, welche uns wohl von den Polychäten her bekannt sind, welche aber bisher bei keinem Insekte beschrieben wurden. Unter den bisher auf die Entwicklung der Sexualdrüsen untersuchten Insekten dürfte daher Phyllodromia jedenfalls das primitivste und ursprünglichste Verhalten aufweisen.

Bei genauerer Untersuchung wird sich vielleicht auch für viele andere Orthopteren noch eine ähnliche Entstehung der Sexualdrüsen nachweisen lassen, wie dies hier für Phyllodromia geschehen ist. Die Angaben von Ayers für Oecanthus und von Nusbaum für Periplaneta besagen vorläufig nur, dass die Geschlechtsdrüsen dieser Insekten aus dem Mesoderm herstammen.

Den Orthopteren werden sich vermuthlich die Coleopteren in mancher Beziehung eng anschliessen. Nach den Untersuchungen von Heider (32) an Hydrophilus und von Wheeler (71) an Doryphora bilden sich die Geschlechtsdrüsen gleichfalls von den Wänden der Ursegmente aus. Aber es scheinen sich hier bei den Coleopteren keine von einander isolirte Genitalzellen mehr zu entwickeln. Nach den Angaben von Heider und Wheeler wenigstens entstehen die Genitalanlagen sogleich als solide zellige Verdickungen an bestimmten Stellen der Ursegmentwände.

Für zwei Vertreter der Hymenopteren (Apis und Chalicodoma) ist es ebenfalls schon festgestellt worden, dass die Geschlechtsdrüsen von der Mesodermschicht abzuleiten sind.

Man wird wohl mit Recht annehmen dürfen, dass das mittlere Keimblatt es ist, welches bei sämmtlichen Insekten die Genitaldrüsen entstehen lässt.

Es ist bereits von Witlaczil (75) die Vermuthung ausgesprochen worden, dass sowohl der Polzelle bei den Dipteren, als auch der ersten Geschlechtszelle am hinteren Pole des Blastoderms bei manchen Aphiden die Bedeutung von Mesodermzellen zukommen könne, weil die Geschlechtszellen der Aphiden an der Seite des Blastoderms auftreten, von welcher später das Mesoderm zur Abspaltung kommt. An diese Hypothese knüpft Witlaczil die Vermuthung, dass auch bei den anderen Insekten, bei welchen sich die Genitalzellen erst später differenziren, dies ebenfalls aus dem Mesoderm erfolge. Diese letztere Vermuthung von Witlaczil hat sich, wie wir gesehen haben, inzwischen für eine Anzahl von Insekten in sehr schöner Weise bestätigt. Auch glaube ich der anderen Annahme von Witlaczil beipflichten zu können, dass nämlich die ersten Geschlechtszellen bei den Dipteren und Aphiden den Werth von Mesodermzellen haben dürften.

Zur Begründung dieser Ansicht möchte ich aber den umgekehrten Weg einschlagen, den Witlaczil beschritten hat. Hatte Witlaczil von Dipteren und Aphiden ausgehend für die übrigen Insekten den mesodermalen Ursprung der Geschlechtszellen angenommen, so will ich jetzt als Basis die Orthopteren und Coleopteren benützen, bei denen inzwischen die Herkunft der Sexualdrüsen aus dem mittleren Keimblatt wohl zweifellos feststeht. Gerade die Orthopteren hat man als die am wenigsten modificirten und ursprünglichsten Insekten zu betrachten, von ihnen, oder doch von ihnen nahe stehenden Thieren wird man die übrigen Insektenordnungen wohl sämmtlich herzuleiten haben. Die Entwicklungsgeschichte der Sexualzellen bei Phyllodromia ist ja mit ihren vielfachen Anklängen an ähnliche Verhältnisse bei niederen Thierformen ein deutlicher Beweis für das phylogenetisch hohe Alter der Orthopteren. Zum Verständniss der

Bildung der Sexualdrüsen bei höheren Insektengruppen wird man daher stets von den Orthopteren ausgehen müssen.

Bei der Entstehung der Genitalzellen von Phyllodromia zeigt sich nun schon eine Eigenthümlichkeit, welche uns vielleicht einen Fingerzeig dafür bieten kann, wie man sich die abweichende Bildung der Sexualdrüsen bei den Dipteren zu erklären haben wird. Während nämlich bei Phyllodromia ein Theil der Genitalzellen ähnlich wie bei den Würmern in den Wandungen der Cölomsäcke zur Ausbildung kommt, entsteht ein anderer Theil der Geschlechtszellen schon früher aus der noch unsegmentirten Mesodermschicht. Es wird vermuthlich erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung allmählich dahin gekommen sein, dass nicht mehr wie bei den Ahnenformen sämmtliche Genitalzellen aus der Wandung der Leibeshöhle her sich entwickelten, sondern dass bei Phyllodromia ein Theil dieser Genitalzellen schon auftrat, ehe noch die Leibeshöhle angelegt war. Für den Organismus scheint es überhaupt in vielen Fällen von irgend welchem uns noch unbekannten Vortheil zu sein, wenn gerade die Sonderung der Sexualdrüsen in ein möglichst frühes Entwicklungsstadium hinein verlegt wird. Beispiele von einem sehr frühzeitigen Auftreten der Fortpflanzungszellen sind wenigstens schon aus verschiedenen Thierkreisen bekannt geworden und dürften wohl für das Zweckmässige einer solchen Einrichtung sprechen. Ich will hier besonders das interessante Verhalten erwähnen, welches in dieser Beziehung die Chaetognathen zeigen.

Bei Sagitta findet nach den Angaben von Bütschli (14) und O. Hertwig (34) die Anlage der Sexualdrüsen bereits auf einer Entwicklungsstufe statt, in welcher der Embryo sich noch im Gastrula-Stadium befindet. Am Grunde der Urdarmeinstülpung treten hier zwei Zellen

auf, die sich durch ihre Grösse von den übrigen Zellen des Urdarmes unterscheiden; sie stellen schon die Anlagen der Sexualdrüsen dar, welche somit lange Zeit vor dem Entstehen sämmtlicher übrigen Organsysteme zur Absonderung gelangen.

Nicht weniger beachtenswerth ist die Bildung der Genitalanlagen von Moina. Nach den Untersuchungen von Grobben (30) kann man bei Moina nach Ablauf der ersten Furchungsstadien am vegetativen Eipole eine grosse, central gelegene grobkörnige Zelle unterscheiden. Diese Zelle giebt später den Genitaldrüsen den Ursprung und tritt bereits während einer Entwicklungsperiode auf, in welcher neben einigen Ektoderm- und Mesodermzellen nur eine einzige Entodermzelle vorhanden ist. Die frühzeitige Anlage der Geschlechtsorgane bei Moina ist um so interessanter, als bei einfacher organisirten und weit niedriger stehenden Phyllopoden z. B. bei Branchipus, nach den Beobachtungen von Claus (20) zu urtheilen, die Geschlechtsdrüsen erst viel später zur Absonderung gelangen. Das Verhalten von Branchipus wird man nun jedenfalls als das ursprünglichere betrachten dürfen. Es müssen demnach besondere Gründe massgebend gewesen sein — über die sich vorab nur blosse Vermuthungen anstellen lassen — welche allmählich dahin geführt haben, dass bei Moina die Bildung der Fortpflanzungsorgane jetzt schon so frühzeitig stattfindet.

Bei Phyllodromia scheint nun die Entstehung wenigstens eines Theiles der Sexualzellen bereits in frühere ontogenetische Entwicklungsstadien hinein verlegt worden zu sein. Hier entstehen aber diese Sexualzellen immer noch aus der deutlich differenzirten Mesodermschicht. Würde das erste Auftreten der Genitalzellen bei einem Insekte aber allmählich in immer noch frühere Entwicklungsstadien hineinfallen, so wird schliesslich einmal das

erste Auftreten der Sexualdrüsen in einem Zeitpunkt stattfinden müssen, in welchem die Keimblätter noch nicht gesondert sind. Dieser Fall wird durch die Aphiden veranschaulicht, wo die Genitalanlage vom Blastoderm aus zur Absonderung gelangt, und zwar von jener Stelle desselben, an welcher später das Mesoderm entsteht. Bei den Dipteren zeigt die frühzeitige Sonderung der Geschlechtszellen noch einen weiteren Fortschritt. Hier entstehen die „Polzellen“ schon, bevor noch das Blastoderm gebildet ist.

Dass man in einer derartigen frühen Differenzirung der Geschlechtsdrüsen aber kein einfaches, primäres Verhalten vor sich hat, darauf deutet auch wohl die unpaare Anlage der betreffenden Theile hin. Sowohl bei den Dipteren wie bei den Aphiden ist das erste Auftreten der Geschlechtszellen unpaar oder führt doch wenigstens zur Bildung einer unpaaren Genitalanlage, welche erst später in zwei Theile zerfällt. Eine derartige Erscheinung bei einem später paarigen Organe legt wohl jedenfalls die Vermuthung immer schon sehr nahe, dass hier bereits abgeleitete sekundäre Verhältnisse eingetreten sind. Es ist besonders von Grobben (29, 30) mit Recht darauf aufmerksam gemacht worden, dass bei den bilateren Tieren die Genitaldrüsen von vorn herein paarig zur Anlage kommen werden.

In einer so frühzeitigen Bildung von Fortpflanzungszellen, wie wir sie bei Dipteren und Aphiden antreffen, wird man keinenfalls ein ursprüngliches Verhalten erblicken können, sondern es stellt diese frühzeitige Abtrennung eine erst spät erworbene Eigenthümlichkeit dar. Die einfacher organisirten Orthopteren und Coleopteren, bei welchen die paarig auftretenden Geschlechtsdrüsen noch deutlich mesodermaler Herkunft sind, haben die ursprünglichen Verhältnisse beibehalten. Die weit höher stehenden Dipteren sind zweifellos von derartigen niede-

ren Insektenformen abzuleiten, ihre Geschlechtsdrüsen werden ursprünglich wohl ebenfalls noch deutlich vom mittlern Keimblatt her entstanden sein, und es wird die Differenzirung derselben erst nach und nach im Laufe der Zeit in immer früheren Entwicklungsstadien stattgefunden haben. Sofern wir diese, immerhin nicht ganz unwahrscheinliche, Annahme acceptiren, so wird es nun auch zulässig sein, noch heute den Polzellen in gewissem Sinne den Werth von Mesodermzellen zuzusprechen.

Es scheint demnach, dass man berechtigt ist, für die Genitaldrüsen sämmtlicher Insekten eine mesodermale Abkunft, wenngleich auch oft in sehr modificirter Weise, anzunehmen.

Insoweit ich mit den vorstehenden Erörterungen versucht habe, die Entstehungsweisen der Sexualdrüsen bei den verschiedenen Insektengruppen einmal von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zusammenzufassen, so will ich ausdrücklich erklären, dass meine Ausführungen vorläufig nur die Bedeutung von Hypothesen haben können. Unsere Kenntniss von der Bildung der Insektengenitalien ist noch eine viel zu mangelhafte, als dass sich darauf hin schon sichere Schlüsse ziehen liessen. Vielleicht mag es jedoch nicht als ganz unberechtigt angesehen werden, wenn schon jetzt einmal der Versuch gemacht wird, eine so merkwürdige und eigenartige Erscheinung, wie sie in der Bildung der Polzellen uns entgegentritt, auf bekanntere Verhältnisse zurückzuführen.

Die Sonderung der Genitalzellen vom mittleren Keimblatt, welche nach meiner Vermutung sehr wahrscheinlich sämmtlichen Insekten, wenngleich auch oft in stark abgeänderter Weise zukommt, kann schliesslich noch den Gedanken an die Auffassung nahe legen, nach welcher das Mesoderm überhaupt in letzter Hinsicht auf Genitalzellen zurückzuführen sei. Eine solche Auffassung ist in neuerer Zeit besonders von E. Meyer (46) ver-

treten worden. Die Thatsache, dass gerade bei den niederen Insekten die Genitalzellen noch ganz deutlich mesodermalen Ursprungs sind, dürfte jedenfalls nicht zu Ungunsten der erwähnten Ansicht sprechen. Eine weitere Stütze für dieselbe wird sich freilich bei den Insekten wohl kaum finden lassen, denn das frühzeitige Auftreten eines Theiles der Geschlechtszellen von Phyllodromia innerhalb der noch ungegliederten und undifferenzirten Mesodermschicht, welches als ein weiteres Argument vielleicht noch in Frage kommen könnte, möchte ich nicht für ein ursprüngliches Verhalten erklären, sondern eher darin eine sekundär erworbene Eigenschaft erblicken.

Litteraturverzeichniss.

1. Ayers, How. On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Memoirs of the Boston society of natural history. Vol. III. Number VII. Boston 1884.
2. Balbiani, E. G.: Sur la reproduction et l'embryogénie des Pucerons. Comptes rendus de l'Acad. des sciences. Tom. LXII. 1866. Première note pag. 1231—1235; Deuxième note pag. 1285—1289; Troisième note pag. 1390—1394.
3. Balbiani, E. G.: Mémoire sur la génération des Aphides. Ann. des sc. nat. 5. série Tom. XI. 1869; Tom. XIV. 1870; Tom. XV. 1872.
4. Balbiani, E. G.: Sur l'embryogénie de la Puce. Comptes rendus de l'Acad. des sciences. Tom. LXXXI. 1875.
5. Balbiani, E. G.: Sur la signification des cellules polaires des Insectes. Comptes rendus de l'Acad. des sciences. Paris 1882.
6. Balbiani, E. G.: Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Recueil zoologique suisse. Tom. II. No. 4. Genève-Bâle. 1885.

7. Balfour, F.: Handbuch der vergleichenden Embryologie, aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter. 2 Bände. Jena 1880.
8. Bergh, R. S.: Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLIV. Heft 2. 1886.
9. Bessels, E.: Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XVII. Heft 4. 1867.
10. Blanchard, E.: De la circulation chez les Insectes. Ann. des sc. nat. 3. série. Tom. IX. 1848.
11. Brandt, Al.: Ueber die Eiröhren der Blatta. (Periplaneta) orientalis. Mémoires de l'Acad. Imp. d. sc. de St. Pétersb. VII. série. Tom. XXI. No. 12. St. Petersburg 1874.
12. Brandt, Al.: Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
13. Bütschli, O.: Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XX, Heft 4. 1870.
14. Bütschli, O.: Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.
15. Carrière, J.: Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXV, Heft 2. Bonn 1890.
16. Cholodkovsky, N.: Ueber die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anzeiger No. 275. 1888.
17. Cholodkovsky, N.: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insecten. Zeitsch. f. wiss. Zoologie. Bd. XLVIII, Heft 1. 1889.
18. Cholodkovsky, N.: Zur Embryologie von Blatta germanica. Zool. Anzeiger No. 330. 1890.
19. Claus, C.: Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XIV, Heft 1. 1864.
20. Claus, C.: Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abhandl. der Königl. Ges. der Wissenschaften zu Göttingen. Göttingen 1873.
21. Dohrn, A.: Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXVI, Heft 1. 1876.
22. Dufour, L.: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Neuroptères. Mémoires prés. par. div. sav. à l'acad. roy. d. sc. de l'inst. de France. Tom. IV. 1833; Tom. VII. 1841. Paris.
23. Ganin, M.: Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgesch. der Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XIX, Heft 3. 1869.

24. Graber, V.: Ueber die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insecten. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.
25. Graber, V.: Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Denkschriften der Kais. Acad. der Wissenschaften. Bd. LVI. Wien 1889.
26. Grassi, B.: Studi sugli arthropodi intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti dell' Acad. Gioenia di Scienze Naturali in Catania. Ser. 3. Vol. XVIII. 1884.
27. Grimm, O. v.: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mém. de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. Tom. XV. St. Pétersbourg. 1870.
28. Grimm, O. v.: Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. Tom. XVII. St. Pétersbourg 1871.
29. Grobben, C.: Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arbeiten aus dem zool. vergl. anatom. Institut in Wien. Bd. I. Wien 1878.
30. Grobben, C.: Die Embryonalentwicklung von Moina rectirostris. Arbeiten aus dem zoolog. vergl.-anatom. Institut in Wien. Bd. II. Wien 1879.
31. Haase, E.: Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben. (Blattidae.) Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin vom 18. Juni 1889.
32. Heider, K.: Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.
33. Herold, M.: Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet. Cassel und Marburg 1885.
34. Hertwig, O.: Die Chätognathen. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XIV. 1880.
35. Heymons, R.: Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia (Blatta L.) germanica. Zool. Anzeiger No. 342. 1890.
36. Huxley, Th. H.: On the agamic reproduction and morphologie of Aphis. Transactions of the Linnean Society. Part. III. 1858. London 1859.
37. Jaworowski, A.: Vorläufige Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über den Eierstock bei Chironomus und einigen anderen Insecten. Zoolog. Anzeiger. No. 127. 1882.

38. Korschelt, E.: Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insectenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLIII, Heft 4. 1886.
39. Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoologische Jahrbücher. Bd. IV, Heft 1. Jena 1889.
40. Kowalewsky, A.: Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. St. Petersburg 1871.
41. Kramer, P.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung Philopterus Nitsch. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XIX. 1869.
42. Leuckart, R.: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarve. Archiv für Naturgeschichte. Bd. I. Berlin 1865.
43. Leydig, F.: Der Eierstock und die Samentasche der Insecten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. In Nova Acta. Acad. Leop. Car. Bd. XXXIII. Dresden 1866.
44. Metschnikoff, E.: Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XVI. 1866.
45. Meyer, E.: Studien über den Körperbau der Anneliden. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Berlin. Bd. VII. 1886—1887. Bd. VIII. 1888.
46. Meyer, E.: Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biolog. Centralblatt. X. Bd. No. 10 1890.
47. Meyer, H.: Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und die keimbereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. I. 1849.
48. J. C. Miall and A. Denny: The structure and life history of the cockroach (Periplaneta orientalis) London 1886.
49. Müller, Joh.: Ueber die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken und eine neuentdeckte Verbindung des Rückengefässes mit den Eierstöcken bei den Insecten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Tom. XII. Pars 2. 1825.
50. Nusbaum, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Zool. Anzeiger No. 126. 1882.
51. Palmén, J. A.: Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insecten. Morpholog. Jahrb. Bd. IX. Leipzig 1883.
52. Palmén, J. A.: Ueber paarige Ausführungsgänge der Ge-

schlechtsorgane bei Insecten. Eine monographische Untersuchung. Helsingfors 1884.

53. Patten, W.: The development of Phryganids with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Science Vol. XXIV. 1884.

54. Rathke, H.: Zur Entwicklungsgeschichte der Blatta germanica. Archiv für Anatomie und Physiologie. Leipzig 1832.

55. Ritter, R.: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. L, Heft 3. 1890.

56. Robin, Ch.: Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés. Compt. rendus de l'Acad. des sciences. Tom. LIV. Paris 1862.

57. Schneider, A.: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Insecten. Zoologische Beiträge. Bd. I. Breslau 1885.

58. Sedgwick, A.: The development of the Cape species of Peripatus. Quart. Journ. Microsc. sc. Vol. XXVIII. 1888.

59. Siebold, C. Th. v.: Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

60. Stein, F.: Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

61. Suckow, F. W. L.: Geschlechtsorgane der Insecten. Heusinger's Zeitschrift für die organische Physik. II. Bd. Eisenach 1828.

62. Uljanin, W.: Notizen über die postembryonale Entwicklung der Biene. Russisch in Iswästija Imp. Obschtsch. Ljubit. Estestwosn. Bd. X. Moskau 1872.

63. Voeltzkow, A.: Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insecten. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut der Univers. Würzburg. Bd. IX. Wiesbaden 1889.

64. Wagner, R.: Prodromus historiae generationis. Lipsiae 1836.

65. Wagner, R.: Beiträge zur Geschichte der Zeugung und Entwicklung. Abhandlungen der math.-physik. Klasse der königl. Bayerischen Academie. II. 1837.

66. Weismann, A.: Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XIII, Heft 1 u. 2. 1863.

67. Weismann, A.: Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XIV, Heft 3. 1864.

68. Weismann, A.: Die Metamorphosen der Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XVI, Heft 1. 1866.

69. Weismann, A.: Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. In den Beiträgen zur Anatomie und Physiologie. J. Henle von seinen Schülern als Festgabe dargebracht. 1882.

70. Weismann, A. Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.

71. Wheeler, W. M.: The Embryology of Blatta Germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphologie. Vol. 2 No. 2. Boston 1889.

72. Wielowiesky, H. v.: Zur Morphologie des Insectenovariums. Zool. Anzeiger No. 217. 1886.

73. Wielowiesky, H. v.: Ueber den Bau des Insectenovariums. Der k. k. Academie der Wissenschaften in Krakau vorgelegt am 20. Mai 1885. Polnisch, mit deutschem Résumé und Tafelerklärung.

74. Will, L.: Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von Nepa cinerea und Notonecta glauca. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XVI, Heft 3. 1885.

75. Witlaczil, Em.: Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitsch. f. wiss Zoolog. Bd. XL, Heft 4. 1884.

Thesen.

I.

Der Hermaphroditismus ist dem getrennt geschlechtlichen Verhalten gegenüber als der ursprünglichere Zustand zu betrachten.

III.

Die Arachnoiden stehen zu den Xiphosuren in näherer verwandtschaftlicher Beziehung als zu den Insekten und Myriapoden.

III.

Die Entwicklungsgeschichte ist besonders dazu geeignet, bei dem Ausbau eines natürlichen Systems verwertet zu werden.

Vita.

Natus sum Richardus Fridericus Guilelmus Carolus Heymons Berolini die XXIX mensis Maji anni huius saeculi LXVII patre Carolo, quo superstite gaudeo, matre Anna, cuius mortem pio animo lugeo.

Fidei addictus sum evangelicae.

Primum gymnasium Joachimicum Berolini, tum Francisceum Servestanum frequentavi.

Permissione introitus classis primae adepta morbo gravissimo afflictus studia intermittere ac de gymnasio decedere coactus sum. Deinde Berolinum redii et numero civium huius universitatis sum adscriptus.

Docuerunt me praeceptores illustrissimi

du Bois-Reymond, Dames, Dilthey, Engler, Fritsch, Heider, Hertwig, Hofmann, Klein, Korschelt, Kundt, de Martens, Möbius, F. E. Schulze, Schwendener, Seeliger, Sell, Waldeyer.

Quibus omnibus viris gratias ago quam maximas, inprimis vero viro clarissimo F. E. Schulze.